

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ПАРАЗИТОЛОГИЯ

ТОМ 57

2023

ВЫПУСК 2



СОДЕРЖАНИЕ

Том 57, № 2, 2023

О происхождении иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae)	91
<i>Леонович С. А.</i>	
Реконструкция строения мирацидия <i>Derogenes varicus</i> (Digenea: Derogenidae): первое ультраструктурное описание шипов на поверхности личинок Hemiurata	108
<i>Смирнов П. А., Крупенко Д. Ю.</i>	
Оценка влияния современного потепления климата на динамику численности блох малого суслика в Северо-Западном Прикаспии	124
<i>Магеррамов Ш. В., Марцоха К. С., Манджиева В. С., Смолянкина М. Г., Григорьев М. П., Кузнецов А. А., Попов Н. В.</i>	
Блохи (Siphonaptera) млекопитающих и птиц южной части Прикаспийского песчаного природного очага чумы	137
<i>Ермолова Н. В., Артюшина Ю. С., Лазаренко Е. В., Бамматов Д. М., Григорьев М. П., Климова Л. И., Сурхаев Д. Б., Халидов А. Х.</i>	
Блохи (Siphonaptera) грызунов в Закавказском высокогорном природном очаге чумы	151
<i>Котти Б. К.</i>	
К фауне блох (Insecta, Siphonaptera) заповедника «Байкало-Ленский»	167
<i>Берлов О. Э., Артемьева С. Ю.</i>	
Находки клеща <i>Haemaphysalis japonica douglasi</i> Nuttall et Warburton, 1915 (Acari, Ixodidae) в окрестностях Иркутска	172
<i>Вершинин Е. А., Мельникова О. В.</i>	

CONTENTS

Vol. 57, No. 2, 2023

On the origin of ixodid ticks (Parasitiformes, Ixodidae)	91
<i>Leonovich S. A.</i>	
Reconstruction of <i>Derogenes varicus</i> miracidium (Digenea: Derogenidae): first ultrastructural description of spines on the surface of Hemiurata larvae	108
<i>Smirnov P. A., Krupenko D. Y.</i>	
Assessment of the effect of contemporary climate warming on the small ground squirrel fleas population dynamics in northwestern region of Caspian depression	124
<i>Magerramov S. V., Martsokha K. S., Mandzhieva V. S., Smolyankina M. G., Grigoriev M. P., Kuznetsov A. A., Popov N. V.</i>	
Fleas (Siphonaptera) of mammals and birds of the southern part of the Caspian sandy natural plague focus	137
<i>Ermolova N. V., Artyushina Y. S., Lazarenko E. V., Bammatov D. M., Grigoriev M. P., Klimova L. I., Surkhaev D. B., Halidov A. H.</i>	
Fleas (Siphonaptera) of rodents in the Transcaucasian highland natural plague focus	151
<i>Kotti B. K.</i>	
To the fauna of fleas (Insecta, Siphonaptera) of the reserve "Baikalo-Lensky"	167
<i>Berlov O. E., Artemyeva S. Yu.</i>	
Findings of ticks <i>Haemaphysalis japonica douglasi</i> Nuttall et Warburton, 1915 (Acari, Ixodidae) in Irkutsk surroundings	172
<i>Vershinin E. A., Mel'nikova O. V.</i>	

УДК 576.895

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (PARASITIFORMES, IXODIDAE)

© 2023 г. С. А. Леонович*

Зоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: Segei.Leonovich@zin.ru

Поступила в редакцию 27.02.2023 г.

После доработки 11.03.2023 г.

Принята к публикации 12.03.2023 г.

В статье рассматриваются различные гипотезы происхождения иксодовых клещей, переносчиков множества опасных трансмиссивных инфекционных заболеваний человека и животных, с привлечением литературных и частично собственных данных. Согласно последним молекулярно-генетическим и палеонтологическим данным, проиксодиды появились не в середине мезозоя, как считалось ранее, но скорее в середине девонского периода палеозоя. Наиболее близкой к иксодидам сестринской группой паразитиформных клещей являются клещи-голотирь (отряд Holothyrida Thon, 1905).

Ключевые слова: Ixodidae, происхождение, датировка, палеонтологические данные, органы чувств

DOI: 10.31857/S0031184723020011; **EDN:** AZSE GK

Иксодовые клещи – временные эктопаразиты позвоночных животных, облигатные гематофаги, характеризующиеся длительным питанием на хозяине. Интерес к иксодовым клещам определяется в основном тем, что они служат переносчиками множества опасных трансмиссивных заболеваний человека и животных (Балашов, 2009). Происхождение этой группы остается совершенно неясным, так как морфологически эти клещи сильно отличаются от прочих хелицеровых, обладая некоторыми чертами сходства с гамазовыми, аргасовыми клещами, клещами-сенокосцами и голотирями и образуя надотряд паразитиформных клещей. Одна из причин неясности происхождения иксодид – весьма редкие и отрывочные палеонтологические данные и отсутствие (до

последнего времени) результатов молекулярно-генетических исследований как самих иксовых клещей, так и возможных сестринских групп. Молекулярно-генетические методы широко используются при решении вопросов филогенетических отношений внутри самой группы, практически не касаясь ее происхождения. Поэтому различные гипотезы о происхождении иксовых клещей основывались главным образом на результатах сравнительно-морфологического анализа. Проведение такого анализа затруднено тем, что разные авторы выбирают различные морфологические структуры, а это приводит к противоречивым выводам о сестринских группах. Так, иксовых клещей сближают с клещами-голотирами (Lehtinen, 1991; Murrel et al., 2005), нуталлиелидами (Mans et al., 2011) и даже некоторыми группами мезостигматических клещей, в частности с клещами-уроподами (Karg, Schorlemmer, 2008). Временной отрезок, в течение которого появились иксовые клещи, сильно различается у разных авторов, причем различия составляют сотни миллионов лет, от позднего мела–кайнозоя (Филиппова, 1977), до конца палеозоя (Hoogstraal, 1978). Не существует и общих представлений относительно первичных групп хозяев иксовых клещей. По мнению Н.А. Филипповой (1977), первичными хозяевами иксодид были мезозойские млекопитающие. По мнению Хутстрала (Hoogstraal, 1978), хозяевами проиксодид были «большие, гладкокожие рептилии». Некоторые авторы в качестве исходных прокормителей рассматривают амфибий (Jeyaprkash, Ной, 2009). По мнению Ю.С. Балашова (1989), главную роль в эволюции иксодид играли не только коэволюционные отношения иксовых клещей и позвоночных животных, но в не меньшей мере и приспособления к определенным типам биотопов.

В данном обзоре автор поставил перед собой цель разобраться с современным состоянием вопроса о происхождении клещей и высказать свои представления об этой проблеме с привлечением литературных и частично собственных данных по строению органов чувств.

По современным представлениям, иксовые клещи (семейство Ixodidae Dugès, 1834) представляют собой семейство, относящееся к надотряду паразитиформных клещей, включающему в себя четыре основных отряда (Krantz, Walter, 2009; Beaulieu et al., 2011):

Надотряд Parasitiformes Reuter, 1909 (sensu Krantz & Walter 2009) (4 отряда)

Отряд Opilioacarida Zakhvatkin, 1952 (клещи-сенокосцы)

Отряд Holothyrida Thon, 1905 (клещи-голотиры)

Отряд Ixodida Leach, 1815

Надсемейство Ixodoidea Dugès, 1834 (3 семейства) (иксодоидные клещи)
Семейство Argasidae Koch, 1844 (4 рода, 188 видов) (аргасовые клещи)
Семейство Ixodidae Dugès, 1834 (14 родов, 682 вида) (иксодовые клещи)
Семейство Nuttalliellidae Schulze, 1935 (клещи-нуталлиелиды, 1 вид –
Nuttalliella namaqua Bedford, 1931.

Отряд Mesostigmata G. Canestrini, 1891 (мезостигматические или гамазовые клещи) (109 семейств, 11424 вида) [численные данные взяты из работы Beaulieu et al. (2011)].

По мнению многих исследователей, которое разделяет и автор, акариформные (надотряд Acariformes) и паразитиформные (надотряд Parasitiformes) клещи представляют собой две независимые группы хелицеровых членистоногих. Некоторые черты сходства объясняются конвергенцией признаков, развившихся в ходе процесса миниатюризации. Генетические исследования (молекулярная калибровка) показали, что минимальный возраст общего предка акариформных клещей относится к кембрию–ордовики (примерно 455–552 mya), в то время как происхождение надотряда паразитиформных клещей относится к более позднему периоду (карбон–пермь) (Arribas et al., 2020).

Палеонтологические данные

Палеонтологические данные, касающиеся иксодовых клещей, весьма отрывочны и немногочисленны. Объясняется это тем, что клещи сохранились в основном в янтарях (балтийском и бирманском).

Всего к настоящему времени в янтарях были обнаружены следующие виды иксодовых клещей:

Ixodes succineus Weidner, 1964 (Ixodidae), Балтийский янтарь (Третичный период, 35–50 mya) (Weidner, 1964);

Ixodes spp. Балтийский янтарь (Третичный период, 35-50 mya) (De la Fuente, 2003);

Ixodes antiquorum Chitimia-Dobler, Mans et Dunlop, 2022 (Сеноман-Альб, 94–113 mya) (Chitimia-Dobler et al., 2022);

Ixodes tertiarius Scudder, 1885 (Третичный период, олигоцен, 30 mya) (De la Fuente, 2003)

Ixodes spp. (голоцен, 11000 лет назад) Guerra et al., 2001; Guerra, 2002 (ссылки из Rocha, da Serra-Freire, 2014)

Hyalomma spp. Балтийский янтарь (Третичный период, 35–50 mya) (De la Fuente, 2003);

Cornupalpatum burmanicum Poinar et Brown, 2003 (Сеноман-Альб, 94–113 mya) (Chitimia-Dobler et al., 2022);

Deinocroton copia Chitimia-Dobler, Mans, Handsuch et Dunlop, 2022), (Сеноман-Альб, 94–113 mya) (Chitimia-Dobler et al., 2022);

Khimaira fossus Chitimia-Dobler, Mans et Dunlop, 2022) (Сеноман-Альб, 94–113 mya) (Chitimia-Dobler et al., 2022);

Amblyomma testudinis Lane & Poinar, 1986, самец (Доминиканский янтарь, Третичный период, 35–50 mya) (Lane, Poinar, 1986);

Amblyomma spp., личинка (Доминиканский янтарь, Третичный период, 15–40 mya) (Poinar, 1992);

Dermacentor reticulatus Fabricius, 1794 (Четвертичной период, плиоцен, 2–5 mya) (De la Fuente, 2003);

Amblyomma spp. (голоцен, 11000 лет назад) Guerra et al., 2001; Guerra, 2002 (ссылки из Rocha, da Serra-Freire, 2014).

Мы можем заключить из этого весьма неполного списка (к сожалению, искодовые клещи сохраняются только в янтаре), что эволюция искодовых клещей идет очень медленно (виды современного рода *Ixodes* известны примерно со 100 mya до 50 mya, а представители рода (хотя и другие виды) известны и в наше время.

На основе палеонтологических данных, имевшихся к началу 21 века, большинство исследователей считали, что искодовые клещи появились примерно в середине мезозоя. Так, по мнению де ла Фуенте (De la Fuente, 2003), основанному на ископаемом материале, имевшемся в тот период, происхождение искодовых клещей относится к меловому периоду (65–146 mya), причем основные этапы эволюции распространения этих клещей приходится на третичный период (палеоген, неоген и часть антропогена).

Однако полученные в последнее время палеонтологические данные категорически не согласуются с такими представлениями. Так, недавно в бирманском янтаре были обнаружены представители современных родов искодовых клещей (Chitimia-Dobler et al., 2022), в частности, *Ixodes antiquorum* Chitimia-Dobler, Mans et Dunlop, 2022, старейший из ископаемых видов рода *Ixodes* (Prostriata), а также представители описанных вымерших семейств Deinocrotonidae (*Cornupalpatum burmanicum* Poinar et Brown, 2003 *Deinocroton copia* Chitimia-Dobler, Mans, Handsuch et Dunlop, 2022) и

вновь описанного вымершего семейства Khimairidae (*Khimaira fossus*), датируемых как Сеноманский-Альбский ярусы на границе верхнего и нижнего мела (94-113 mya). Т.е. в этот период уже существовали представители как Prostriata, так и Metastriata (Chitimia-Dobler et al., 2022), включая представителя рецентного рода *Ixodes*. Иными словами, предполагаемый период происхождения иксодовых клещей совпадает с существованием рецентного рода *Ixodes*, чего, конечно же, быть никак не может.

Молекулярно-генетические данные также заставляют относить происхождение иксодовых клещей не к середине мезозоя, а к более раннему периоду. Так, на основании результатов исследования митохондриальной ДНК у представителей 25 таксонов хелицерат, было показано, что расхождение эволюционных стволов пауков, скорпионов, клещей (mites, т.е. кроме иксодоидных) и иксодоидных клещей (ticks) произошло в конце палеозоя, т.е. значительно ранее, чем считалось согласно ранним палеонтологическим находкам (Jeyaprakash, Hoy, 2009). Это хорошо согласуется с последними палеонтологическими находками.

Согласно представлениям группы авторов-палеонтологов (Chitimia-Dobler et al., 2022), основанных на находках представителей родов *Ixodes*, *Amblyomma* и *Haemaphysalis* (находки датируются ими как примерно 100 mya) в Бирманском янтаре, возникновение группы, которая впоследствии разделилась на иксодовых и аргасовых клещей, произошло в период с середины пермского периода палеозоя до раннего юрского периода мезозоя (273 и 192 mya).

Таким образом, согласно последним палеонтологическим и молекулярным данным, происхождение предков иксодовых клещей наиболее вероятно относится не к середине мезозоя, как считалось ранее, а скорее к середине пермского периода (примерно 250 mya).

Отсюда следует неожиданный вывод – первыми хозяевами проиксодид никак не могли быть млекопитающие, которых в данный период просто не существовало.

С точки зрения автора, проблема первичных хозяев проиксодид не так важна, как это представлялось многим авторам. На мой взгляд, наиболее обоснованной является экологическая гипотеза Ю.С. Балашова (1989, 1998) о слабых коэволюционных паразито-хозяинных связях на ранних этапах формирования иксодовых клещей и о приспособлении проиксодид не к конкретным хозяевам, а скорее к конкретным биотопам. В этих биотопах круг хозяев определяется теми животными, которые здесь обитают. Тесные паразито-хозяинные связи иксодовых клещей с конкретными группами наземных позвоночных, видимо, формировались позднее. По мнению некоторых

авторов, первичными хозяевами проиксодид (а также аргасовых клещей (Argasidae) и клещей-нуталлиелид (Nittalielidae), образующих общую кладу среди Parasitiformes), могли быть девонские лабиринтодонтные амфибии (Mans et al., 2012).

Родственные группы

Отряд Mesostigmata G. Canestrini, 1891

В ранних работах (Baker, Wharton, 1952) иксодовых и мезостигматических клещей рассматривали в качестве родственных групп (Рис. 1Ba); в настоящее время (Klomp, 2010) эти взгляды признаются устаревшими и не соответствующими современным генетическим и морфологическим данным.

Отряд Mesostigmata, подотряд Uropodina

Некоторые авторы выделяют среди мезостигматических клещей группу клещей-уропод, рассматривая их в качестве группы, наиболее близкой к иксодовым клещам (Karg, Schorlemmer, 2008).

Уроподы – мелкие клещи (менее 2 мм). Для большинства представителей характерны редукция хетотаксии ног и щупалец, вытянутые хелицеры с относительно маленькими терминальными пальцами. Форма тела округлая или овальная, выпуклая. Дорзальный щит цельный, твёрдый. Внешне похожи на микроскопических черепах или божьих коровок. Обитают в почве, навозе, муравейниках, лесной подстилке. Питание разнообразно (свободноживущие хищники, детритофаги, фитофаги, паразиты).

Карг и Шорлеммер (Karg, Schorlemmer, 2008) сближают иксодовых клещей с клещами-уроподами (Uropodina) (Рис. 1A) на основании некоторых выделенных ими синапоморфий, таких как расположение щетинок на пигидиальном щитке личинок уропод и личинок иксодид (при этом пигидиальный щит у последних отсутствует, а наличие этих щетинок трактуется как остаток щитка), наличие перигенитальных бороздок, наличие анальных щетинок у всех фаз развития иксодид и у дейтонимф уропод. На основании подобных морфологических признаков авторы разделяют паразитиформных клещей на три основные группы: Antennophorina (включающей Trigynopsida и Sejides), Margotrichina (включающей родственные группы Ixodida и Uropodina) и отдельная группа остальных гамазовых клещей (Рис. 1A).

Однако родство уроподин и иксодовых клещей опровергается молекулярно-генетическими исследованиями (Klomp et al., 2007). Исследования митогенома показали, что мезостигматические (гамазовые) клещи и иксодовые клещи представляют собой монофилетические группы, хотя и близкие, но не объединяемые в общую

группу (Xin-Chao Ban et al., 2022). Кроме того, выделяемые авторами морфологические признаки не входят в перечень устойчивых структур, позволяющих сравнивать ларвальную морфологию иксодовых клещей (Klomp et al., 1996). Мелкие размеры, в значительной степени специализированный внешний облик и тип питания также не позволяют считать уроподин сестринской группой иксодид.

Таким образом, мезостигматические (гамазовые) клещи, в том числе клещи-урокиды, никак не могут быть группой, родственной проиксодидам.

Отряд Opilioacarida Zakhvatkin, 1952 (клещи-сенокосцы)

Небольшого размера (1–3 мм) клещи, головной и грудной отделы слиты в головогрудь, брюшко сохраняет внешнюю сегментацию. Имеются две или даже три пары глаз. Ноги тонкие и длинные, придают клещам сходство с сенокосцами (Opiliones). Питаются твердой пищей, хищники или сапрофаги. Старейшая палеонтологическая находка Opilioacarida (*Opilioacarus groehni* Dunlop et Bernardi, 2014) датируется сеноманским ярусом верхнего мела (Dunlop, Bernardi, 2014).

Клещи-голотирпы (отряд Holothyridae, надотряд Parasitiformes)

Относительно крупные (до 7 мм) медлительные клещи, обитатели влажной лесной подстилки. Исследования гена малой субъединицы рибосомальной РНК показали, что Opilioacariformes являются сестринской группой по отношению к группе Ixodida–Holothyrida, а не Ixodida–Mesostigmata–Holothyrida (Murrell et al., 2005).

Согласно работам Lehtinen (1991); d – Murrell et al. (2005), именно голотирпы являются наиболее близкой к иксодовым клещам группой паразитиформных клещей (Рис. 1Bc, 1Cd)

Рассмотрим подробнее эти родственные группы с точки зрения их возможной близости к предковой форме иксодид.

На взгляд автора, важную роль в анализе филогенетических связей может играть строение сенсорных систем.

Нет никаких сомнений, что предки иксодовых клещей в течение длительного времени обитали в почве, а еще ранее – на ее поверхности. Глаза иксодовых клещей обладают уникальной ультраструктурной чертой, не встречающейся более ни в одной из групп членистоногих (Eakin, 1979). Микроворсинки фоторецепторных клеток, формирующие их рабдомеры, ориентированы не поперечно продольной оси, как это типично для всех артропод, а параллельно этой оси, причем это характерно для всех фаз развития изученных в этом отношении иксодовых клещей. Такое строение выявлено и в фоторецепторных клетках, обнаруженных под гиподермой «безглазых» видов клещей в тех местах, где находятся глаза у видов «глазастых» (Леонович, 2005).

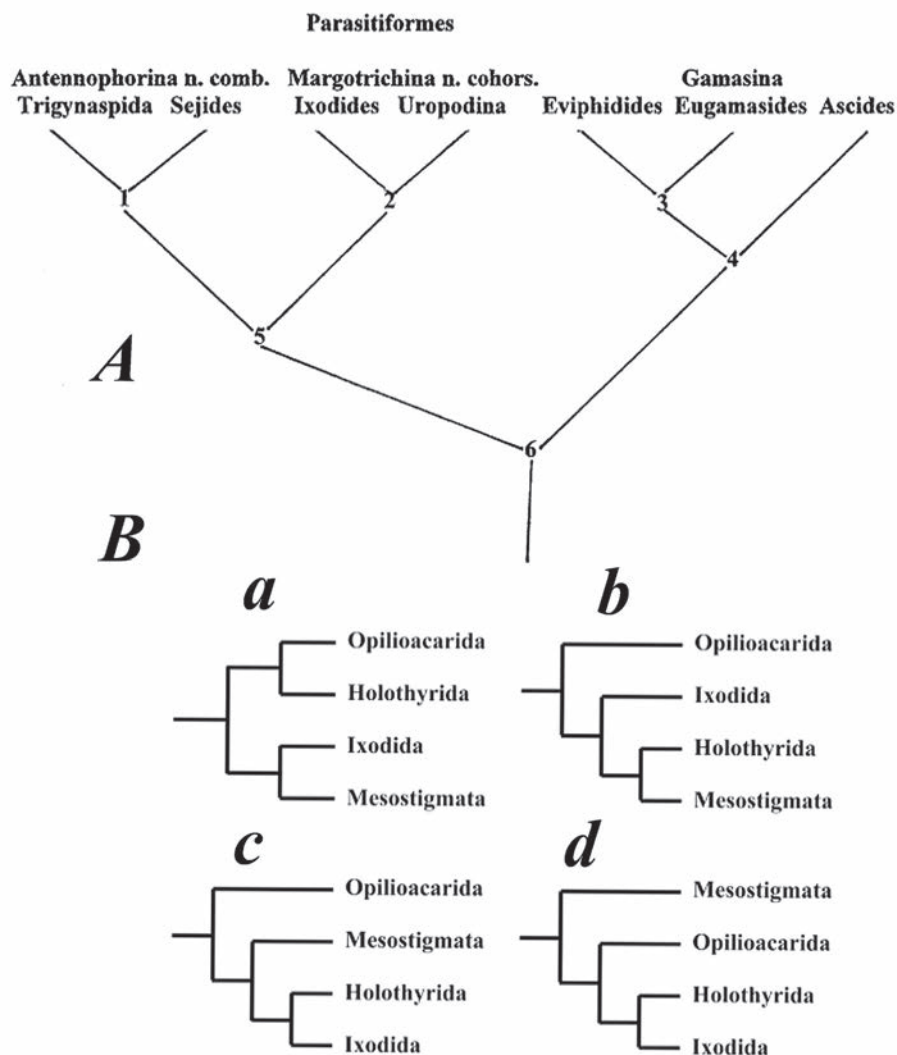


Рисунок 1. Филогенетические отношения между различными группами клещей согласно: *A* – Karg, Schorlemmer, 2008; *B* – другим авторам (*a* – Baker, Wharton, 1952, *b* – Norton et al., 1993, *c* – Lehtinen, 1991, *d* – Murrell et al., 2005).
Схема приведена по: Klompen, 2010.

Figure 1. Phylogenetic relations between different groups of mites according to: *A* – Karg, Schorlemmer, 2008; *B* – to other authors (*a* – Baker, Wharton, 1952; *b* – Norton et al., 1993; *c* – Lehtinen, 1991; *d* – Murrell et al., 2005).
Scheme from Klompen, 2010.

Если бы глаза иксодид развились у них изначально, этот феномен невозможно было бы объяснить. Единственное приемлемое объяснение заключается в том, что у предков проиксодид глаза имелись, но потом исчезли за десятки миллионов лет обитания в почве и подстилке. Когда же проиксодиды вышли на поверхность, глаза появились *de novo*. Таким образом, глаза иксодовых клещей не были унаследованы от гипотетических предков, а возникли *de novo*, обладая идентичной функцией, но принципиально отличаясь морфологически, в соответствии с принципом Долло (Dollo, 1893). Современные же «безглазые» виды (роды *Ixodes*, *Haemaphysalis*) утратили глаза уже вторично. Точнее, не утратили, а сохранили их остатки в рудиментарном виде (Леонович, 2005). Таким образом, как проиксодид, так и группы, родственные проиксодидам, следует искать среди безглазых обитателей почвы или среди клещей, структура глаз которых идентична таковой иксодовых клещей. Это сразу же исключает *Opilioasacina*, обладающих двумя, а то и тремя парами глаз обычного для членистоногих строения (Kaiser, Alberti, 1991). У мезостигматических (гамазовых) клещей и клещей-голотир глаз нет.

Иксодовые клещи, точнее все иксодоидные клещи (Ixodoidea), обладают уникальным рецепторным образованием – органом Галлера, который не встречается больше ни в одной группе клещей. Этот орган типичен как для иксодид, так и для аргазид, причем, несмотря на все различия, и у тех и у других обладает общими чертами строения. Орган Галлера – сложный полифункциональный орган чувств, расположенный на тарзальных члениках передних конечностей. Главная часть органа Галлера – капсула, более или менее глубокая ямка, в которой обнаруживаются пористые кутикулярные волоски обонятельных сенсилл (Леонович, 1977, 1978, 1980). Капсула может быть открытой (у части представителей рода *Ixodes* (Leonovich, 2020) или закрытой (все остальные роды *Prostriata* и все виды аргасовых клещей) (Leonovich, 2021). Кроме ольфакторных сенсилл, на дне капсулы располагаются несенсорные выросты сложной формы, так называемые плеоморфы (*Dermacentor*, *Rhipicephalus*, *Hyalomma*) (Леонович, 2005). У представителей подсемейства *Ixodinae* (род *Ixodes*) плеоморфы отсутствуют, у аргасовых клещей могут формировать крышку капсулы (Леонович, 1980). Перед капсулой (иногда также в ямке) располагается передняя группа сенсилл, содержащая термо- и гигрорецепторные сенсиллы (Леонович, 2005).

Основной морфологической чертой строения органа Галлера является группа обонятельных сенсилл, погруженная в ямку на дорсальной стороне переднего тарзуса. Такая ямка, открытая или закрытая крышкой капсулы, имеется у всех без исключения иксодоидных клещей, включая иксодовых (*Ixodidae*).

Рассматривая строение рецепторов на тарзальных члениках передних ног у Ixodidae, Gamasina, Uropodina, Opilioacarina и Holothyrida, можно заметить, что у представителей Gamasina, Uropodina и Opilioacarina (Рис. 2) тарзальный рецепторный комплекс представляет собой скопление сенсилл на дорсальной поверхности переднего тарзуса, причем обращает на себя внимание явное сходство этого образования у опилиоакаран (Рис. 2А), уроподин (Рис. 2В) и гамазовых клещей (Mesostigmata) (Рис. 2С, 2D). К сожалению, если рецепторные комплексы гамазовых клещей исследованы методами электронной микроскопии, позволяющими четко выявлять морфологическую структуру (Леонович, 1984, 1989), то опилиоакарины и уроподы в этом отношении не исследованы. Однако даже по данным световой микроскопии видно, что, как у гамазид, так и у уропод и клещей-сенокосцев, обонятельные сенсиллы (на Рис. 2С и 2D волоски таких сенсилл покрыты точками, обозначающими поры – характернейшую черту обонятельных сенсилл) не собраны в общую компактную группу и не погружены в ямку.

В то же время, именно это явление мы наблюдаем в комплексах тарзальных сенсилл клещей-голотир (Рис. 3А-3С). Обратим внимание на очевидное сходство «Галлеро-подобных» органов клещей-голотир разных видов (*Hammenius (Leiothyrus) holthuisi* Hammen, 1983 (Рис. 3А), *Australothyridus ocellatus* Hammen, 1983 (Рис. 3В) и *Holothyridus coccinella* Gervais, 1842 (Рис. 3С) с органами Галлера некоторых видов иксодовых клещей, обладающих открытой капсулой (Рис. 3D). Отметим, что никакого функционального значения такое «погружение» сенсилл в ямку у клещей-голотир явно не имеет. У иксодовых клещей форма ямки, форма крышки (если имеется) и ряд других структур никак не связаны ни с местообитанием (нидиколия или обитание на пастбище), ни с увлажненностью биотопа, ни с другими эколого-этологическими факторами, но отражает исключительно филогенетические отношения (Leonovich, 2020, 2021).

Таким образом, и строение сенсорной системы указывает на клещей-голотир как на наиболее близкую к иксодовым клещам группу.

Вызывает интерес и тип питания проиксодид. Очевидно, что питание твердой пищей и питание жидкостями приводит к развитию совершенно разных морфологических приспособлений ротовых органов. Перестройка клешнеобразных хелицер, характерных для клещей, питающихся твердой пищей, в сосущий ротовой аппарат представляется крайне маловероятной. Поэтому наиболее вероятно проиксодиды должны были быть преадаптированы к кровососанию, т.е. к высасыванию жидкого

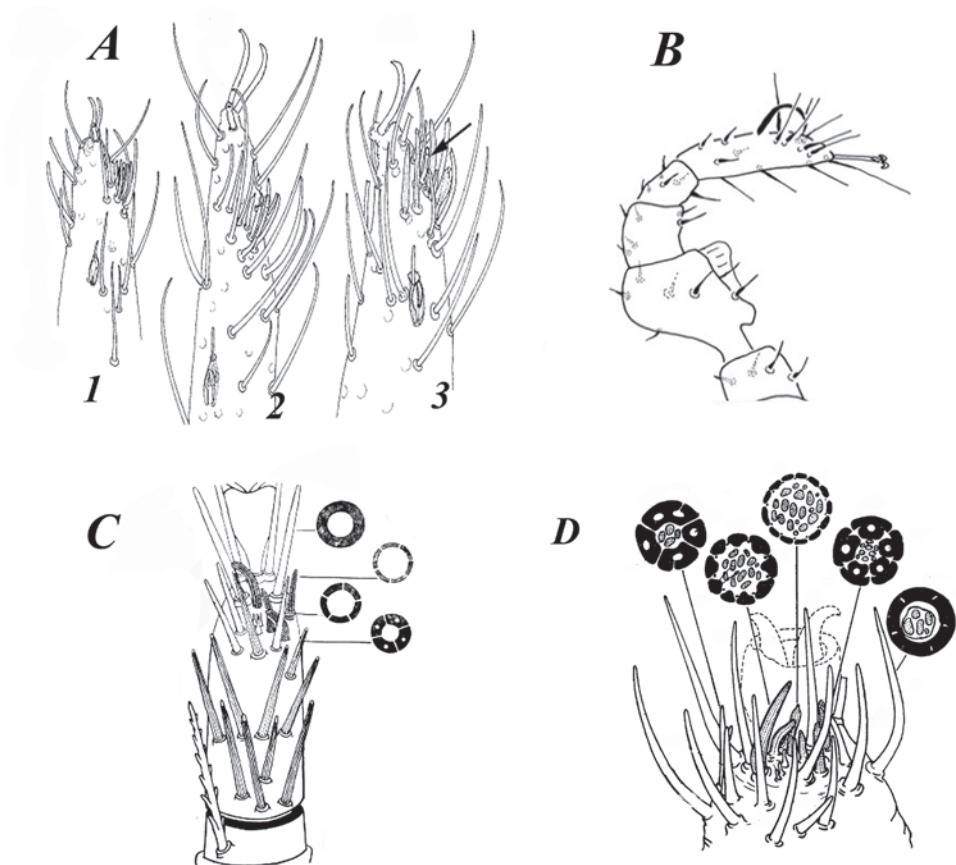


Рисунок 2. Тарзальный рецепторный орган некоторых видов паразитиформных клещей: A – Opilioacaridae, B – Uropodida, C–D – Gamasina.

A – тарзальный членик передней лапки *Caribecarus armasi* Vázquez & Klompen, 2009 (1 – протонимфа, 2 – самка) и самки *Neocarus siankaanensis* Vazquez & Klompen, 2002 (3) (по: Vázquez, Klompen, 2009).

B – тарзальный членик *Urobovella sugiyamai* Hiramatsu, 1979 (по: Hiromatsu, 1983).

C – тарзальный рецепторный комплекс клеща *Haemogamasus ambulans* Thorell, 1872 (Mesostigmata) (по: Леонович, 1984) .

D – тарзальный рецепторный комплекс клеща *Hirstionyssus criceti* Sulzer, 1774 (Mesostigmata) по данным электронной микроскопии, показывающим тонкое внутреннее строение всех типов сенсилл (по: Леонович, 1985).

Figure 2. Tarsal receptor complex in some species of mites:

A – Opilioacaridae, B – Uropodida, C–D – Gamasina.

A – foreleg tarsal segment of *Caribecarus armasi* Vázquez & Klompen, 2009:

(1 – protonymph, 2 – female); female of *Neocarus siankaanensis* Vazquez & Klompen, 2002 (3) (from: Vázquez, Klompen, 2009).

B – tarsal segment of *Urobovella sugiyamai* Hiramatsu, 1979 (from: Hiromatsu, 1983).

C – tarsal receptor complex of *Haemogamasus ambulans* Thorell, 1872 (Mesostigmata) (from: Leonovich, 1984).

D – tarsal receptor complex of *Hirstionyssus criceti* Sulzer, 1774 (Mesostigmata) (from: Leonovich, 1989).

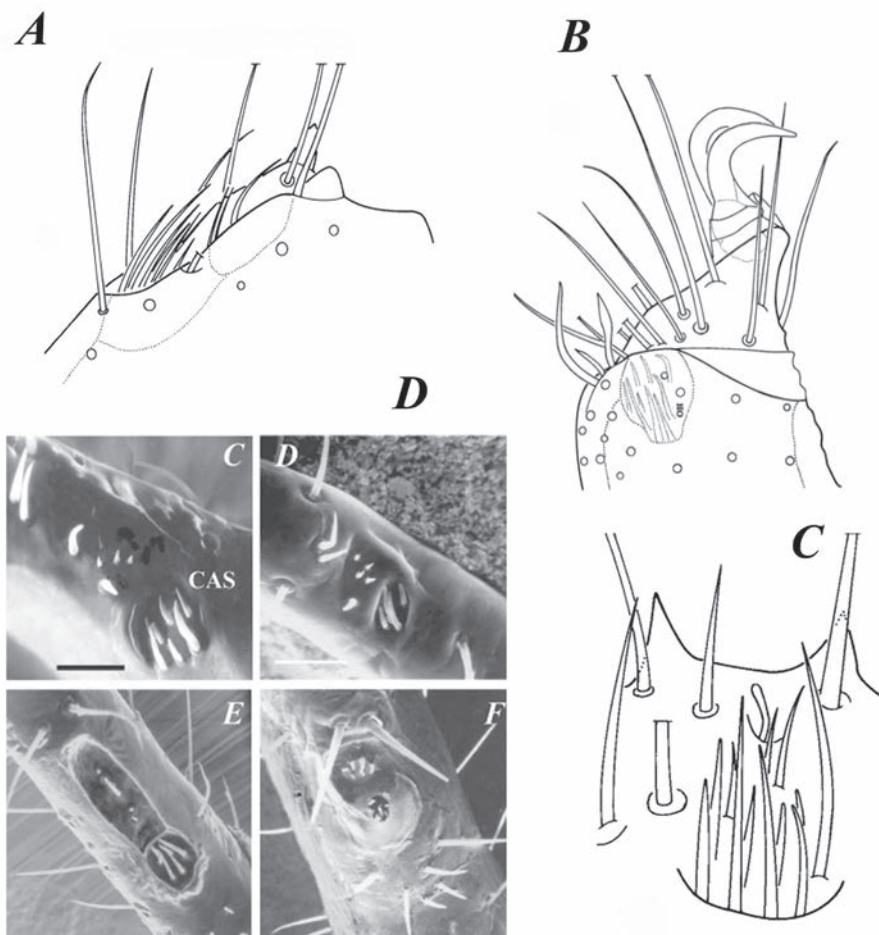


Рисунок 3. Тарзальные рецепторы («орган Галлера») клещей-голотип (Holothyrida) (A–C) и настоящий орган Галлера иксодовых клещей (Ixodidae, Ixodinae) (D).

A – *Hammenius (Leiothyrus) holthuisi* Hammen, 1983 (правая нога самца) (по: van der Hammen, 1983). B – *Australothyris ocellatus* Hammen, 1983 (по: van der Hammen, 1983).

C – *Holothyris coccinella* Gervais, 1842 (по: van der Hammen, 1983). D – орган Галлера некоторых видов рода *Ixodes* (по: Leonovich, 2020); C – *I. uriae*, самка; D – *I. uriae*, личинка; E – *I. vespertilionis*, самка; F – *I. ovatus*, самка. Масштабная линейка, мкм: A, B – 30; C, D – 30; E, F – 50.

Figure 3. Tarsal receptors («Haller's organ») in holothyrid mites (Holothyrida) (A–C) and the real Haller's organ of some ixodid ticks (Ixodidae, Ixodinae) (D).

A – *Hammenius (Leiothyrus) holthuisi* Hammen, 1983 (male right leg) (from van der Hammen, 1983). B – *Australothyris ocellatus* Hammen, 1983 (from van der Hammen, 1983). C –

Holothyris coccinella Gervais, 1842 (from van der Hammen, 1983). D – Haller's organ in some species of the genus *Ixodes* (from Leonovich, 2020); C – *I. uriae*, female; D – *I. uriae*, larva; E – *I. vespertilionis*, female; F – *I. ovatus*, female. Scale (μm): A, B – 30; C, D – 30; E, F – 50.

содержимого и при этом не должны были испытывать сопротивления жестких покровов. Те, кто к этому приспособился, не испытывают необходимости в изменении своих адаптаций.

Исследование пищевого поведения в лабораторных условиях у 3 видов клещей-голотир рода *Allothyrus* (Parasitiformes: Holothyrida: Allothyridae) (Walter, Proctor, 1998) показало, что клещи-голотиры – это падальщики, способные поглощать (высасывать) только жидкую пищу. Они пренебрегали живыми членистоногими, улитками (моллюсками), нематодами и аннелидами, но мертвые членистоногие служили прекрасной пищей и прокармливали нимф и взрослых клещей в течение нескольких месяцев. Эти же авторы изучали пищевое поведение ряда древних Mesostigmata (Sejina, представители родов *Sejus* и *Uropodella*; Uropodina, *Polyaspis* sp. и *Cercomegistina*). Оказалось, что все эти клещи были агрессивными хищниками, высасывавшими мелких беспозвоночных и игнорировавшими мертвых животных. В кишечнике ряда видов *Asternolaelaps* (Sejina) были обнаружены твердые частицы грибов и мелких членистоногих. Очень похожая ситуация наблюдалась у клещей-сенокосцев (неопределенные до вида *Opilioacarida* из Австралии). Все эти клещи поглощали исключительно твердую пищу. Таким образом, согласно представлению авторов, питание исключительно жидкой пищей является общей (объединяющей) особенностью для трех групп паразитиформных клещей (Holothyrida, Ixodida и части Mesostigmata) (Walter, Proctor, 1998).

Таким образом, и тип питания указывает на клещей-голотир как на наиболее близкую к проиксодидам группу паразитиформных клещей.

Как же могли выглядеть клещи-проиксодиды? Можно выдвинуть гипотезу, что это были относительно крупные (5–7 мм) почвенные клещи-сапрофаги, которые высасывали гемолимфу мертвых членистоногих и несколько напоминали рецентных Holothyrida. Хищничество требует высокой подвижности, в то время как малоподвижные клещи-сапрофаги имели больше шансов перейти к прокалыванию покровов крупных и также малоподвижных палеозойских амфибий. Становление паразитизма, скорее всего, произошло еще на стадии общих предков, позднее разделившихся на три родственных ствола (Ixodidae, Argasidae, Nuttalielidae). На ранних этапах становления группы основную роль играло приспособление к обитанию в определенной среде (влажные жаркие биотопы, верхний слой почвы и подстилка), а не приспособление к определенным хозяевам, что, видимо, способствовало становлению полифагии проиксодид. Козволюционные паразито-хозяинные связи развились значительно позднее, в середине мезозоя и в кайнозой.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по Государственному заданию «Разнообразие паразитарных систем, адаптаций и путей эволюции паразитов» (номер темы: АААА-А19-119020690109-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов Ю.С. 1989. Козволюция иксодовых клещей и наземных позвоночных. *Паразитология* 23 (6): 457–468. [Balashov Yu.S. 1989. Coevolution of ixodid ticks and terrestrial vertebrates. *Parazitologiya* 23 (6): 457–468. (in Russian)].
- Балашов Ю.С. 1998. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций. СПб., Наука, 287 с. [Balashov Yu.S. 1998. Ixodid ticks – parasites and vectors of infections. St. Petersburg, Nauka, 287 pp. (in Russian)].
- Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб., Наука, 358 с. [Balashov Yu.S. 2007. Parasitism of acarines and insects on terrestrial vertebrates. SPb., Nauka, 358 pp. (in Russian)].
- Леонович С.А. 1977. Электронно-микроскопическое исследование органа Галлера клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). *Паразитология* 11 (4): 340–347. [Leonovich S.A. 1977. Electron microscopy studies of Haller's organ of the tick *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). *Parazitologiya* 11 (4): 340–347. (in Russian)].
- Леонович С.А. 1978. Тонкое строение органа Галлера иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Sch. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyomminae). *Энтомологическое обозрение* 57 (1): 221–226. [Leonovich S.A. 1978. The fine structure of the Haller's organ in the ixodid tick *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Sch. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyomminae). *Entomologicheskoe obozrenie* 57 (1): 221–226. (in Russian)].
- Леонович С.А. 1980. Ультраструктурные исследования органа Галлера аргасовых клещей *Ornithodoros moubata* и *Alveonassus lahorensis* (Argasidae). *Паразитология* 14 (5): 376–385. [Leonovich S.A. 1980. Fine structural investigation of Haller's organ in argasid ticks *Ornithodoros moubata* and *Alveonassus lahorensis* (Argasidae). *Parazitologiya* 14 (5): 376–385. (in Russian)].
- Леонович С.А. 1984. Тарзальные рецепторные комплексы гамазовых клещей семейства Haemogamasidae. *Паразитология* 18 (6): 451–458. [Leonovich S.A. 1984. Tarsal receptor complexes of gamasid mites of the family Haemogamasidae. *Parazitologiya* 18 (6): 451–458. (in Russian)].
- Леонович С.А. 1985. Ультраструктурное исследование тарзального рецепторного комплекса гамазового клеща *Hirstionyssus criceti* (Hirstionyssidae). *Паразитология* 19 (6): 456–463. [Leonovich S.A. 1985. Fine structural investigation of tarsal receptor complex in gamasid mite *Hirstionyssus criceti* (Hirstionyssidae). *Parazitologiya* 19 (6): 456–463. (in Russian)].
- Леонович С.А. 1989. Тарзальный рецепторный комплекс и систематика гамазовых клещей (Parasitiformes, Mesostigmata, Gamasina). *Паразитология* 23 (6): 469–479. [Leonovich S.A. 1989. Tarsal receptory complex and systematics of gamasid mites (Parasitiformes, Mesostigmata, Gamasina). *Parazitologiya* 23 (6): 469–479. (in Russian)].
- Леонович С.А. 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. СПб.: Наука, 236 с. [Leonovich S.A. Sensory systems of parasitic ticks and mites. SPb, Nauka, 236 p. (in Russian)].

- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae Фауна СССР. Новая серия, № 114. Паукообразные. Т. 4. Вып. 4. Ленинград, Наука. [Filippova N.A. 1977. Ixodovye kleshchi podesemeistva Ixodinae. Fauna SSSR, Novaya seriya, 114, Paukoobraznye, Vol. 3, № 4, Leningrad, Nauka. (In Russian)].
- Arribas P., Andújar C., Moraza M.L., Linard B., Emerson B.C., Vogler A.P. 2020. Mitochondrial metagenomics reveals the ancient origin and phylodiversity of soil mites and provides a phylogeny of the Acari. *Molecular Biology and Evolution* 37 (3): 683–694. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz255>
- Baker E.W., Wharton G.W. 1952. An introduction to Acarology. New York, Macmillan Company, 465 pp.
- Beaulieu F., Dowling A.P.G., Klompen H., de Moraes G.J., Evans D. 2011. Superorder Parasitiformes Reuter, 1909. In: Zhang Z.-Q. (Ed.). Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa* 3148. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.3148.1.23>
- Chitimia-Dobler L., Mans B.J., Handschuh S., Dunlop J.A. 2022. A remarkable assemblage of ticks from mid-Cretaceous Burmese amber. *Parasitology* 149 (6): 820–830. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0031182022000269>
- De la Fuente J. 2003. The fossil record and the origin of ticks (Acari: Parasitiformes: Ixodida). *Experimental & Applied Acarology* 30: 331–344.
- Dunlop J.A., Bernardi L.F.O. An opilioacarid mite in Cretaceous Burmese amber. *The Science of Nature* 101 (9): 759–763. DOI: 10.1007/s00114-014-1212-0
- Eakin R.M. 1979. Evolutionary significance of photoreceptors in retrospect. *American Zoologist* 19: 647–653.
- Hiramatsu N. 1983. Mannchen von drei bekannten Arten und eine neue *Discourella*-Art von Uropodidae aus Japan. *Acta arachnologica* 32: 15–26.
- Hoogstraal H. 1978. Biology of ticks. In: Tick borne diseases and their vectors. Ed. J.K.H Wilde. Proc. Internat. Conf., Edinburgh, September–October, University of Edinburgh, Centre for tropical veterinary medicine, Edinburgh, 3–14.
- Jeyaprakash A., Hoy M.J. 2009. First divergence time estimate of spiders, scorpions, mites and ticks (subphylum: Chelicerata) inferred from mitochondrial phylogeny. *Experimental and Applied Acarology* 17: 1–18. <https://doi.org/10.1007/s10493-008-9203-5>
- Kaiser T., Alberti G. 1991. The fine structure of the lateral eyes of *Neocarus texanus* Chamberlin and Mulaik, 1942 (Opilioacarida, Acari, Arachnida, Chelicerata). *Protoplasma* 163: 19–33.
- Karg W., Schorlemmer A. 2008. Origin and classification of the Ixodides (ticks) within the Parasitiformes Reuter 1909 (Acarina). *Acarologia* 48 (3–4): 123–134.
- Klompen H. 2010. Holothyrids and ticks: new insights from larval morphology and DNA sequencing, with the description of a new species of *Diplothyris* (Parasitiformes: Neothyridae). *Acarologia* 50 (2): 269–285. DOI: 10.1051/acarologia/20101970
- Klompen H., Lekveishvili M., Black IV W.C. 2007. Phylogeny of parasitiform mites (Acari) based on rRNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43 (3): 936–951. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.10.024>
- Klompen J.S.H., Keirans J.E., Filippova N.A., Oliver Jr. J.H. 1996. Idiosomal lyrifissures, setae, and small glands as taxonomic characters and potential indicators of ancestral segmentation patterns in larval Ixodidae (Acari: Ixodida). *International Journal of Acarology* 22: 113–134. <https://doi.org/10.1080/01647959608684086>
- Krantz G.W., Walter D.E. (Eds) 2009. A Manual of Acarology. 3rd Edition. Texas Tech University Press, Lubbock, 807 pp.

- Lane R.S., Poinar Jr. G. 1986. First fossil tick (Acari: Ixodidae) in New World amber. *International Journal of Acarology* 12: 75–78.
- Lehtinen P.T. 1991. Phylogeny and zoogeography of the Holothyrida. In: Dusábek F., Bukva V. (Eds). *Modern Acarology*, Vol. II. The Hague, SPB Academic Press, 101–113.
- Leonovich S.A. 2020. Structure of Haller's Organ and Taxonomy of Hard Ticks of the Subfamily Ixodinae (Family Ixodidae). *Entomological Review* 100 (9): 1387–1401. DOI: 10.1134/S0013873820090122
- Leonovich S.A. 2021. Structure of Haller's Organ and Taxonomy of Hard Ticks of the Subfamily Amblyomminae (Family Ixodidae). *Entomological Review* 101 (5): 709–724. DOI: 10.1134/S0013873821050110
- Mans B., de Klerk D.D., Pienaar R., de Castro M.D., Latif A. 2012. The mitochondrial genomes of *Nuttalliella namaqua* (Ixodoidea: Nuttallielidae) and *Argas africanus* (Ixodoidea: Argasidae): estimation of divergence dates for the major tick lineages and reconstruction of ancestral blood-feeding characters. *PLoS ONE* DOI: 10.1371/journal.pone.0049461
- Mans B.J., de Klerk D., Pienaar R., Latif A.A. 2011. *Nuttalliella namaqua*: A living fossil and closest relative to the ancestral tick lineage: implications for the evolution of blood-feeding in ticks. *PLoS ONE* 6 (8): e23675. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023675>
- Murrell A., Dobson S.J., Walter D.E., Campbell N.J.H., Shao R., Barker S.C. 2005. Relationships among the three major lineages of the Acari (Arthropoda: Arachnida) inferred from small subunit rRNA: paraphyly of the Parasitiformes with respect to the Opilioacariformes and relative rates of nucleotide substitution. *Invertebrate Systematics* 19: 383–389.
- Norton R.A., Kethley J.B., Johnston D.E., O'Connor B.M. 1993. Phylogenetic perspectives on genetic systems and reproductive modes of mites. In: Wrensch D.L., Ebbert M.A. (Eds). *Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites*. New York, Chapman & Hall, 8–99.
- Poinar Jr., G.O. 1992. *Life in amber*. Palo Alto: Stanford University Press.
- Rocha G.C. da, da Serra-Freire N.M. 2014. Mites, Ticks, and Paleoparasitology. In: Ferreira L.F., Reinhard K.J., Araújo A. (Editors). *Foundations of Paleoparasitology* [online]. Rio de Janeiro, Editora FIOCRUZ, 462 pp. doi: 10.7476/9788575415986
- Van der Hammen L. 1983. New notes on Holothyrida (Anactinotrichid mites). *Zoologische Verhandelingen* 207 (1): 1–48.
- Vázquez M.M., Klompen H. 2009. New species of New World Opilioacaridae (Acari: Parasitiformes) with the description of a new genus from the Caribbean region. *Zootaxa* 2061 (1): 3. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2061.1>
- Walter D.E., Proctor H.C. 1998 Feeding behaviour and phylogeny: observations on early derivative. *Acari. Experimental & Applied Acarology* 22: 39–50.
- Weidner H. 1964. Eine Zecke, *Ixodes succineus* sp. n., im Baltischen Bernstein. *Veroff Uberseemuseum, Bremen* 3: 143–151.
- Xin-Chao Ban, Zi-Kai Shao, Li-Jun Wu, Jing-Tao Sun, Xiao-Feng Xue 2022. Highly diversified mitochondrial genomes provide new evidence for interordinal relationships in the Arachnida. *Cladistics* 38 (4): 452–464. <https://doi.org/10.1111/cla.12504>

ON THE ORIGIN OF IXODID TICKS
(PARASITIFORMES, IXODIDAE)

S. A. Leonovich

Keywords: Ixodidae, origin, dating, paleontological data, sense organs

SUMMARY

Different hypotheses on the origin of ixodid ticks, vectors of numerous dangerous transmissible diseases of humans and animals are analyzed basing on literary and partly own data. According to latest molecular-genetic and paleontological data, pro-ixodid ticks appeared not in mid-Mesozoic, as it was believed earlier, but most likely in the middle of Devonian. Among Parasitiformes, mites of the order Holothyrida Thon, 1905 form the most closely related to Ixodidae sister group.

УДК 576.895.121.21:591.46

**РЕКОНСТРУКЦИЯ СТРОЕНИЯ МИРАЦИДИИ
DEROGENES VARICUS (DIGENEA: DEROGENIDAE):
ПЕРВОЕ УЛЬТРАСТРУКТУРНОЕ ОПИСАНИЕ ШИПОВ
НА ПОВЕРХНОСТИ ЛИЧИНОК *HEMIURATA***

© 2023 г. П. А. Смирнов* ^{a, b}, Д. Ю. Крупенко^b

^a Зоологический институт РАН,

Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^b Санкт-Петербургский государственный университет,

Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034 Россия

* e-mail: smirnov_pa@rambler.ru

Поступила в редакцию 03.03.2023 г.

После доработки 24.03.2023 г.

Принята к публикации 26.03.2023 г.

Мы провели детальную ультраструктурную реконструкцию «пассивного» мирацидия *Dero-genes varicus* Müller, 1784 – представителя гемиуратных дигеней. Мирацидий сильно миниатюризован и упрощен по сравнению с «активными» личинками. Впервые определена природа шипов личинок *Hemiurata*: они являются производными эпителиальных пластинок. Мирацидий несет на переднем конце три эпителиальные пластинки, снабженные и шипами, и ресничками. Большая часть покровов представлена тегументом. Нервная система упрощена до «минимального» состояния – обнаружен лишь один нейрон; выделительная система мирацидия полностью редуцирована, генеративный материал представлен единственной недифференцированной клеткой. Обсуждаются тенденции морфофункциональной эволюции мирацидиев *Hemiurata* в контексте их перехода к пассивной стратегии заражения первого промежуточного хозяина.

Ключевые слова: мирацидий, личинка, редукция, пассивная стратегия заражения, TEM, *Hemiuroidea*

DOI: 10.31857/S0031184723020023; **EDN:** AZWGWf

Hemiurata – один из крупнейших таксонов Digenea, монофилия которого подтверждается как морфологическими (Brooks et al., 1985), так и молекулярными (Olson et al., 2003) данными. Одним из синапоморфных признаков группы принято считать наличие шипов на поверхности мирацидиев (Gibson, Bray, 1979). Судя по многочисленным светооптическим описаниям личинок гемиурат, вооружение из шипов развито в разной степени у представителей группы. Мирацидий *Lecithaster salmonis* Yamaguti, 1934

полностью покрыт ресничками (Schell, 1975), никаких шипов на поверхности не выявлено. Большая часть покровов мирацидия *Genarchopsis goppo* Ozaki, 1925 также несет реснички, но передний конец снабжен вооружением из шипов (Madhavi, 1978). Похожая картина характерна для мирацидия *Hirudinella ventricosa*, однако в этом случае реснички покрывают только переднюю часть личинки, при этом передний конец несет шипы, радиально организованные в три группы по четыре шипа (Muruges, Madhavi, 1990). Описанная на ультраструктурном уровне личинка *Lecithochirium furcolabiatum* Jones, 1933 лишена шипов (Matthews, Matthews, 1991); ее покровы представлены четырьмя ресничными эпителиальными пластинками, окружающими передний конец. Во всех остальных светооптических описаниях мирацидиев *Hemiurata* авторы отмечают только шипы на поверхности: группы шипов многократно описываются в составе покровов мирацидиев *Azygiidae* (Schauinsland, 1883; Looss, 1894; Hussey, 1945; Stunkard, 1956; Wootton, 1957; Anderson, Anderson, 1963) и *Didymozoidae* (Baylis, 1938; Self et al., 1963). Для всех этих личинок характерно наличие шипов, покрывающих лишь отдельные участки тела. Наибольший уровень развития шипов на поверхности описан для мирацидия *Bunocotyle progenetica* Markowski, 1936 – эта личинка полностью покрыта упорядоченно расположенными шипами (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003).

Природа шипов на поверхности гемиуратных мирацидиев оставалась совершенно неясна. Некоторые исследователи вообще сомневались в самой трактовке поверхностных структур личинок *Hemiurata* как шипов, предполагая, что они могут оказаться «сложными структурами типа мембранелл *Ciliata*» (Семенов, 1991). Фактически неизвестны и детали внутреннего строения гемиуратных мирацидиев, поскольку эти личинки слишком малы для информативного светооптического исследования.

Ни в одном из светооптических описаний мирацидиев *Hemiurata* не говорится об активном выходе личинок из яиц в водную среду. Судя по всему, все гемиуратные мирацидии используют пассивную стратегию заражения первого промежуточного хозяина. Заражение происходит только после случайного проглатывания моллюском-хозяином инвазивного яйца. В пищеварительной системе моллюска мирацидии вылупляются и внедряются в его ткани через кишечный эпителий. Такая стратегия противопоставляется активной, при которой мирацидии выходят из яиц в воду, где за счет сложного поискового поведения достигают первого промежуточного хозяина.

Переход мирацидиев к пассивной стратегии заражения – тенденция, которая независимо реализуется в разных ветвях эволюции *Digenea*. Во всех случаях этот переход ассоциирован с экстремальной миниатюризацией личинок и глубокими структурными изменениями (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003; Smirnov, Gonchar, 2022). Очевидно, что не являются исключением и мирацидии *Hemiurata*, строение которых существенно отличается от всех описанных «активных» личинок. Отсутствие полноценного ультраструктурного описания гемиуратного мирацидия не позволяет предметно обсуждать природу преобразований, вызванных переходом к пассивной стратегии заражения в рамках таксона *Hemiurata*. Данное исследование – первая полная ультраструктурная реконструкция мирацидия *Hemiurata* – нацелено на восполнение этого пробела.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала для данного исследования осуществлялся в полевой сезон 2017 г. в окрестностях УНБ «Беломорская» СПбГУ (<http://mbs.spbu.ru/ru/>). Мариты *Derogenes varicus* были получены при паразитологических вскрытиях трески (*Gadus morhua*). Все собранные мариты были помещены в раствор Рингера (для холоднокровных) для мацерации и получения яиц. В таком виде материал был доставлен в лабораторию кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ. В лаборатории была проведена оценка общего состояния и степени развития личинок в яйцах методами световой микроскопии с контрастом Номарского (Differential interference contrast) с использованием микроскопа Leica DM2500. На всех этапах материал хранился при 4°C. В процессе работы производился постоянный мониторинг состояния яиц с использованием микроскопа LeicaDM2500 с DIC. Зрелыми личинки признавались тогда, когда в течение двух недель с ними не происходило никаких заметных преобразований.

Яйца со зрелыми личинками были заморожены под высоким давлением с помощью станции криофиксации Leica EM HPM100. В качестве криопротектора использовался 20% раствор бычьего сывороточного альбумина (BSA) на морской воде (20‰). Зафиксированные образцы хранились в жидком азоте при температуре -120°C. Криозамещение осуществлялось в станции Leica EM AFS2. В качестве фиксирующего «коктейля» использовался 1% раствор OsO₄ + 0.5% уранил ацетата на безводном ацетоне. Полученные образцы были проведены через смеси ацетона со средой для заключения Epon 812 с возрастающей концентрацией последней с увеличенными сроками. Все этапы пробоподготовки к ТЕМ-исследованию производились на базе ресурсного центра СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» (<http://biomed.spbu.ru/>). С заключенных в блоки личинок на ультратоме Leica UC6 были получены серии ультратонких срезов. Изготовление серий осуществлялось следующим образом: 1) с заточенного участка блока, содержащего личинок, получались серии срезов толщиной 60 нм, 2) после получения такой серии с блока «срезалось» 2–3 полутонких среза толщиной 200–250 нм, 3) затем процедура повторялась. Такая методика позволила получить прерывистые серии срезов личинок в разных проекциях. Полученные серии были исследованы с помощью электронного микроскопа FEI Morgagni268 (80kV) в центре коллективного пользования «Таксон» Зоологического института РАН (<https://ckp-rf.ru/catalog/ckp/3038/>). Фотографии были обработаны с использованием графического редактора Adobe Photoshop. По полученным фотографиям срезов пяти личинок была выполнена схема-реконструкция мирацидия. Рисунки были оформлены в графическом редакторе CorelDRAW.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Светооптические наблюдения

Мирацидий *Derogenes varicus* Müller, 1784 заключен в эллипсоидное яйцо с толстыми стенками. На одном из полюсов четко выражена крышечка. Стенки яйца плохо пропускают свет, что говорит о высокой степени задубленности белков, образующих скорлупу. Мирацидий гантелевидной формы, размером порядка 15×10 мкм. Приведенные размерные характеристики в определенной степени условны, поскольку передний конец личинки может быть как сильно ввернут, так и полностью вывернут. Детали строения мирацидия на светооптическом уровне очень плохо видны. Удается

определить только наличие шипов на переднем конце личинки и небольшое количество ресничек прямо за ними. При сдавливании яиц покровным стеклом личинки активизируются, вворачивая и выворачивая свой передний конец.

Схема-реконструкция мирацидия, созданная на основе комбинации светооптических и ультраструктурных данных, представлена на рис. 1. Схема покровов представлена на рис. 2.

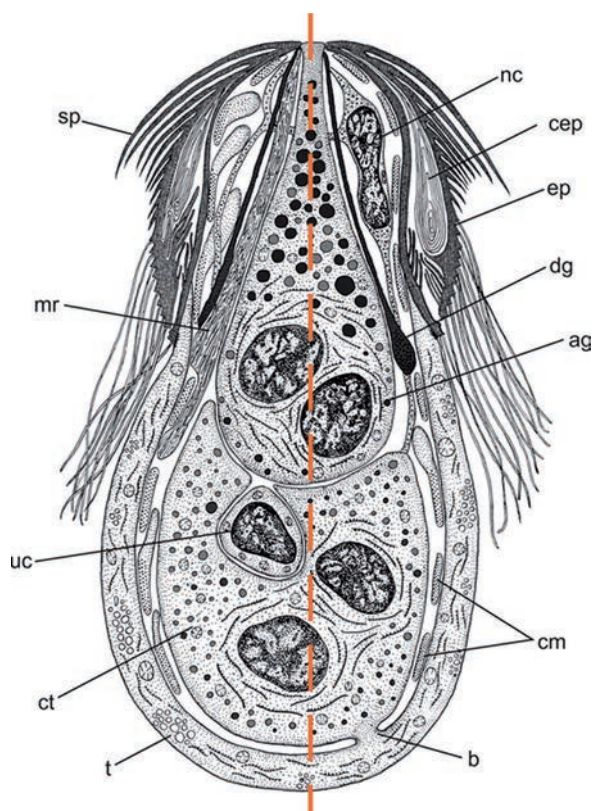


Рисунок 1. Схема-реконструкция мирацидия *Derogenes varicus*: ag – апикальная железа, b – цитоплазматический мостик (связывающий ct и t), cep – ребро эпителиальной пластинки, cm – кольцевые мышечные клетки, ct – цитон тегумента, dg – «темная» железа, ep – эпителиальная пластинка, mr – мышечная клетка-ретрактор хоботка, nc – нейрон, sp – шипы, t – пластинка тегумента, uc – недифференцированная клетка. Схема выполнена таким образом, что ее левая и правая части являются срезами через радиусы, обусловленные расположением эпителиальных пластинок.

Figure 1. Reconstruction of *Derogenes varicus* miracidium. Abbreviations: ag – apical gland, b – cytoplasmic bridge (between ct and t), cep – core of epithelial plate, cm – circular muscle cell, ct – tegumental cyton, dg – “dark” gland, ep – epithelial plate, mr – retractor muscle cell, nc – nerve cell, sp – spines, t – tegument, uc – undifferentiated cell.

*The scheme is constructed in the way that its left and right sides are sections through the radii determined by the position of the epithelial plates.

Ультраструктурные данные

Покровы

Покровы мирацидия *D. varicus* представлены тегументом, к которому крепятся три эпителиальные пластинки (рис. 2), расположенные радиально-симметрично на передней трети тела личинки (рис. 3; 5a). Пластинки треугольные, характеризуются очень своеобразным строением: наряду с развитым ресничным аппаратом, занимающим задние участки поверхности клеток (рис. 3d), на передних концах пластинок располагаются шипы (рис. 3a, 3b). Ультраструктура этих шипов в общих чертах соответствует структуре актин-армированных шипов тегумента, характерных для марит и их личинок (церкарий и метацеркарий). Материал, из которого состоит шип, зернистый, электронно-плотный. Выделяется тонкий более светлый гомогенный слой, расположенный под плазмалеммой, покрывающей шип (рис. 3b). Каждая эпителиальная пластинка несет два продольных ряда таких шипов, расположенных по бокам от медиальной линии (рис. 2). В каждом ряду находится не менее десяти направленных назад шипов, расположенных по размерному градиенту таким образом, что передние оказываются самыми длинными (2–3 мкм), а задние – самыми короткими (<1 мкм). Медиальная зона клетки несет сильно скрученный «клубок» из двух мембран (рис. 3c, 3d) – ребро эпителиальной пластинки. Этот мембранный комплекс имеет форму конуса, его широкое основание лежит в задней трети эпителиальной пластинки; узкая вершина достигает передней трети. Удивительна природа этого ребра. Внешняя поверхность задней части пластинки пронизана множеством инвагинаций (рис. 3a). Поверхность полостей, сформированных этими инвагинациями, представлена сложной системой цитоплазматических выростов. Ближе к переднему концу эти выросты структурируются в единый клубок, являющийся совокупностью вложенных друг в друга стенок описанных инвагинаций (рис. 1). Реснички классического строения расположены на поверхности задней части эпителиальной пластинки продольными рядами (двумя группами по бокам от медиальной линии пластинки), немногочисленны (рис. 2). Основание каждой реснички окружено небольшой кольцевой складкой поверхностной мембраны пластинки (рис. 3d). От базального тельца реснички отходит сильно редуцированный единственный корешок. Цитоплазма эпителиальных пластинок слабо развита, заполнена неким электронно-плотным зернистым веществом, характеризуется наличием небольшого числа митохондрий, а также вакуолей неправильной формы. Края эпителиальных пластинок связаны с тегументом при помощи десмосом (рис. 3c). Под базальной мембраной участков клеток, не соприкасающихся с тегументом, можно наблюдать хорошо выраженную базальную пластинку (рис. 3c). Базальная пластинка также выражена и под тегументом. Как было отмечено выше, передний конец тела личинки способен вворачиваться – на срезах удалось наблюдать личинок как с ввернутым (рис. 5a), так и с вывернутым (рис. 3a) «интровертом».

Тегумент личинки *D. varicus* характеризуется разной толщиной на разных участках тела. Он может быть представлен в виде узкой полоски, фактически лишенной цитоплазмы, но может и достигать существенной толщины (1.5–2 мкм). На тех участках, где тегумент хорошо выражен, он представляет собой синцитиальную пластинку, богатую органоидами и гранулами гликоген-подобного полисахарида (рис. 3а). Здесь имеются крупные митохондрии, развитый шероховатый эндоплазматический ретикулум (ШЭПР), свободные рибосомы, а также множество вакуолей. Последние часто оказываются сгруппированными, что создает впечатление «пенистости» тегумента. Все это, очевидно, говорит о высокой степени активности тегумента. Погруженная часть тегумента представлена единственным цитоном, занимающим около половины объема мирацидия (рис. 4а). Узкий цитоплазматический мостик, расположенный на заднем участке тела личинки (рис. 4б), связывает синцитиальную пластинку с цитоном. Клеточное тело несет два активных ядра (рис. 4а), окруженных развитым ШЭПР. Цитоплазма цитона, значительно отличаясь от цитоплазмы пластинки, содержит большое число сферических секреторных гранул разной степени зрелости.

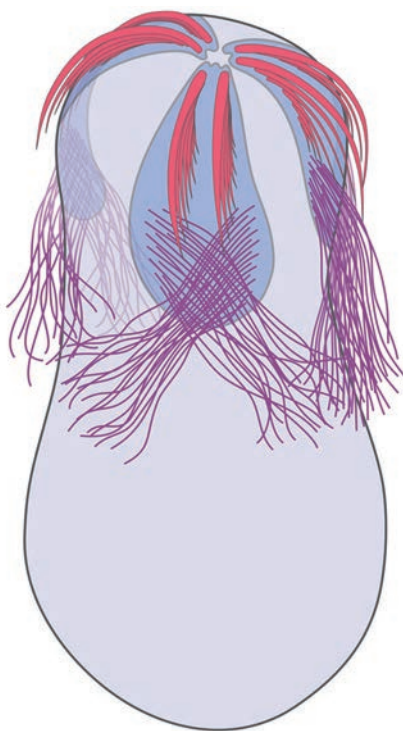


Рисунок 2. Схема покровов мирацидия *Derogenes varicus*.

Figure 2. Scheme of the surface of *Derogenes varicus* miracidium.

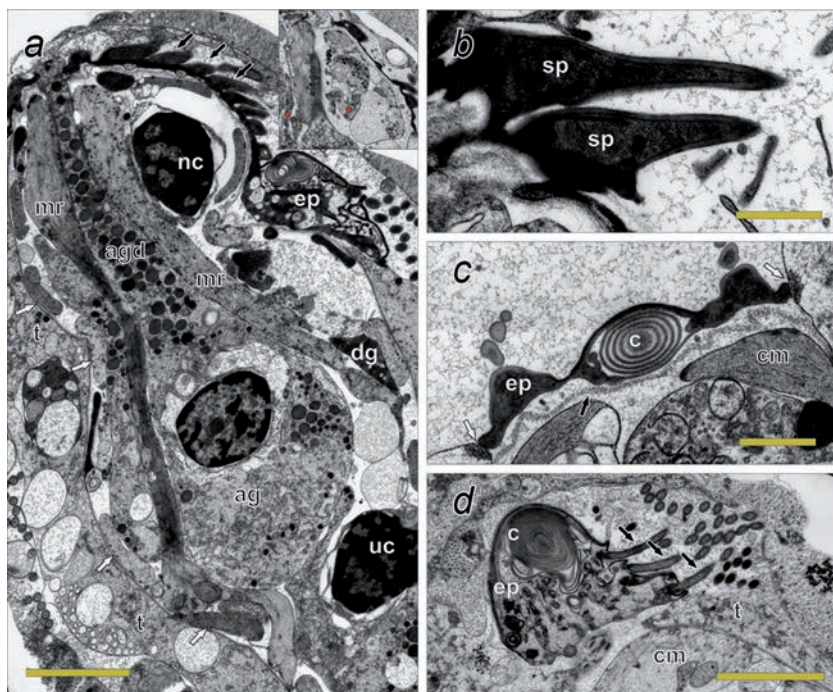


Рисунок 3. Электронограммы срезов мирацидия *Derogenes varicus* I.

a – срез через переднюю половину мирацидия (черные стрелки указывают на шипы, белые – на кольцевые мышечные клетки), масштабная линейка: 2 мкм, в рамку вынесен фрагмент среза из той же серии, демонстрирующий нервные отростки (отмечены звездочкой), *b* – срез через шипы мирацидия. Масштабная линейка: 0.5 мкм, *c* – поперечный срез через переднюю треть эпителиальной пластинки (черная стрелка указывает на базальную пластинку, белые стрелки – на десмосомы), масштабная линейка: 0.5 мкм, *d* – косой срез через заднюю треть эпителиальной пластинки (черные стрелки указывают на реснички), масштабная линейка: 2 мкм.

Сокращения: ag – апикальная железа, agd – проток апикальной железы, c – ребро эпителиальной пластинки, cm – кольцевые мышечные клетки, dg – «темная» железа, ep – эпителиальная пластинка, mr – мышечная клетка-ретрактор хоботка, nc – нервная клетка, sp – шипы, t – пластинка тегумента, uc – недифференцированная клетка.

Figure 3. Micrographs of the sections through *Derogenes varicus* miracidium I.

a – section through the anterior half of the miracidium, (black arrows point spines, white arrows – circular muscle cells), scalebar: 2 μm, box contains section from the same series that demonstrate neural processes marked with asterisk,

b – section through the spines of the miracidium, scalebar: 0.5 μm, *c* – transverse section through the anterior third of the epithelial plate (black arrows point basal lamina, white arrows – desmosomes), scalebar: 0.5 μm, *d* – oblique section through the posterior third of the epithelial plate (black arrows point cilia), scalebar: 2 μm.

Abbreviations: ag – apical gland, agd – apical gland duct, c – core of epithelial plate, cm – circular muscle cell, dg – “dark” gland, ep – epithelial plate, mr – retractor muscle cell, nc – nerve cell, sp – spines, t – tegument, uc – undifferentiated cell.

Мускулатура

Мускулатура мирацидия *D. varicus* представлена не менее чем восьмью кольцевыми клетками и двумя продольными (рис. 3а). Кольцевые клетки содержат неупорядочно расположенные миофиламенты и лежат под базальной пластинкой, с которой они связаны гемидесмосомами. Расположены эти мышечные клетки на равном расстоянии друг от друга. Среди всех колец можно выделить 4–6-е кольца – в зоне этих колец наблюдается слегка выраженная перетяжка у мирацидиев, зафиксированных в вывернутом состоянии. Продольная мускулатура представлена двумя мощными клетками, выполняющими функцию ретракторов интроверта (рис. 3а). Одним концом они крепятся к базальной пластинке у переднего конца. Сзади ретракторы соединены с базальной пластинкой двумя лопастями – в промежутках между 4-м и 5-м, а также между 5-м и 6-м кольцами мускулатуры. Кольцевые мышечные клетки в некоторых местах формируют широкие отростки. В них можно наблюдать гранулы полисахарида и изредка попадающие на срез вакуоли. Как правило, такие отростки направлены к переднему концу тела (рис. 4с).

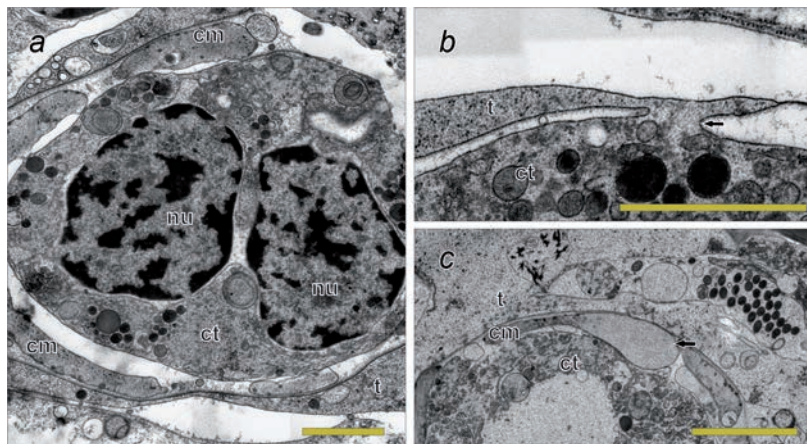


Рисунок 4. Электронограммы срезов мирацидия *Derogenes varicus* II.

a – продольный срез через цитон тегумента, масштабная линейка: 1 мкм, *b* – срез через мостик, соединяющий цитон и пластинку тегумента (черная стрелка), масштабная линейка: 1 мкм, *c* – срез через стенку тела, демонстрирующий отросток мышечной клетки (черная стрелка), масштабная линейка: 2 мкм.

Сокращения: *cm* – кольцевые мышечные клетки, *ct* – цитон тегумента, *nu* – ядра цитона тегумента, *t* – пластинка тегумента.

Figure 4. Micrographs of the sections through *Derogenes varicus* miracidium II.

a – longitudinal section through cyton of tegument of the miracidium, scalebar: 1 μ m, *b* – section through the cytoplasmic bridge connecting cyton and tegument of the miracidium, scalebar: 1 μ m, *c* – section through body wall that demonstrates the extending of circular muscle cell of the epithelial plate (black arrows point basal lamina, white arrows – desmosomes), scalebar: 2 μ m,

Abbreviations: *cm* – circular muscle cell, *ct* – cyton of tegument, *nu* – nuclei of cyton of tegument, *t* – tegument.

Аппарат проникновения

Аппарат проникновения представлен двумя типами желез. Обширная двужадерная апикальная железа грушевидной формы занимает переднюю половину тела личинки (рис. 3а). В ней можно наблюдать хорошо развитый белоксинтезирующий аппарат, представленный ШЭПР. В цитоплазме железы проникновения накоплены зрелые гранулы секрета. Гранулы сферические, равномерно заполнены электронно-плотным содержимым. Апекс железы связан с эпителиальными пластинками десмосомами. Хорошо выражен проток железы, армированный цитоскелетом из микротрубочек. Железы второго типа представлены двумя «темными» клетками (рис. 5б). Темные железы расположены в передней половине тела, по бокам от железы проникновения. Эти клетки безъядерны, характеризуются электронно-плотной цитоплазмой, заполненной секреторными гранулами. Протоки темных желез тянутся к переднему концу тела мирацидия, иногда примыкая к базальной пластинке. Точное место, где темные железы открываются на поверхности личинки, установить не удалось.

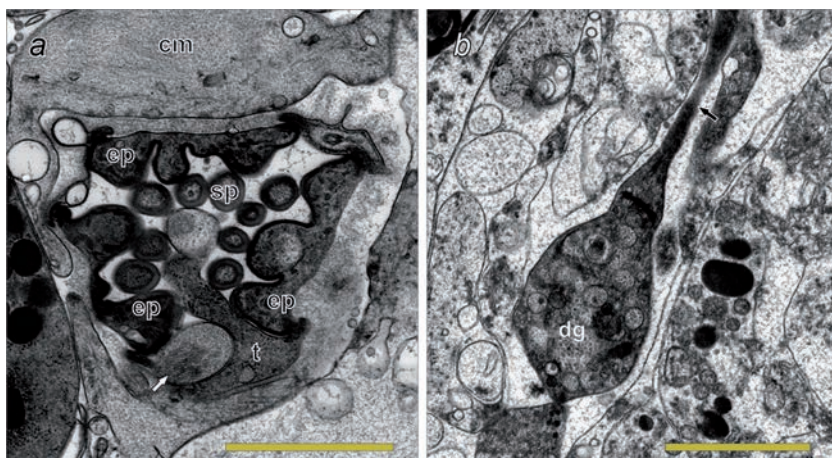


Рисунок 5. Электронограммы срезов мирацидия *Derogenes varicus* III.

a – поперечный срез через свернутый передний конец (белая стрелка указывает на сенсорное окончание), масштабная линейка: 1 мкм, *b* – срез через «темную» железу (черная стрелка указывает на проток железы), масштабная линейка: 1 мкм.

Сокращения: cm – кольцевые мышечные клетки, dg – «темная» железа, ep – эпителиальная пластинка, sp – шипы, t – пластинка тегумента.

Figure 5. Micrographs of the sections through *Derogenes varicus* miracidium III.

a – section through the inverted anterior end of the miracidium, (white arrow points sensory ending), scalebar: 1 µm, *b* – section through “dark” gland of the miracidium (black arrow points gland duct), scalebar: 1 µm,

Abbreviations: cm – circular muscle cell, dg – “dark” gland, ep – epithelial plate, sp – spines, t – tegument.

Нервная система

В теле мирацидия *D. varicus* удалось обнаружить единственную нервную клетку (рис. 3а), тело которой расположено в его передней трети. Это мультиполярный

нейрон с гантелевидным ядром, богатым гетерохроматином. Точное расположение отростков установить не удалось. Однако, судя по всему, один отросток огибает проток железы проникновения, где, раздваиваясь, направляет ветви к переднему и заднему концам тела личинки. Также от тела нейрона отходят ещё два отростка, один из которых тянется назад, а другой – к переднему концу. Вероятно, последний формирует на переднем конце сенсиллу. Структура, трактуемая нами как сенсилла, приурочена к тегументу (рис. 5а), несет пучок неупорядоченных микротрубочек; клеточный контакт, связывающий сенсиллу с синцитиальной пластинкой, на срезы не попал. Цитоплазма всех элементов нервной системы, которые удалось наблюдать, характеризуется наличием микровезикул с нейромедиатором.

Выделительная система

Специализированная выделительная система у мирацидия *D. varicus* отсутствует.

Генеративный материал

Генеративный материал представлен в теле личинки одной недифференцированной клеткой, расположенной в середине тела. Будучи «зажатой» между железой проникновения и цитомом тегумента, недифференцированная клетка оказывается слегка вдавленной в последний. Ядро этой клетки богато гетерохроматином, в цитоплазме лежит множество свободных рибосом (рис. 6).

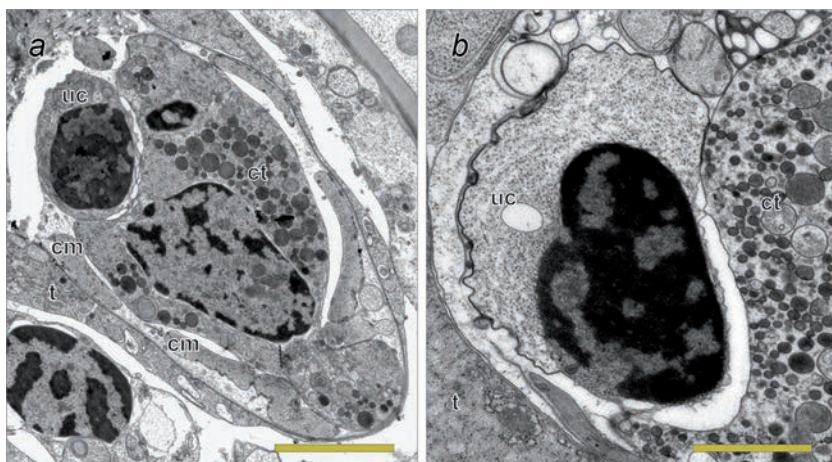


Рисунок 6. Электронограммы срезов мирацидия *Derogenes varicus* IV.

a – срез через задний конец, масштабная линейка: 2 мкм, *b* – недифференцированная клетка, масштабная линейка: 1 мкм.

Сокращения: см – кольцевые мышечные клетки, ct – цитон тегумента, t – пластинка тегумента, uc – недифференцированная клетка.

Figure 6. Micrographs of the sections through *Derogenes varicus* miracidium IV.

a – section through the posterior end of the miracidium, scalebar: 2 μ m, *b* – section through undifferentiated cell, scalebar: 1 μ m.

Abbreviations: cm – circular muscle cell, ct – cyton of tegument, t – tegument, uc – undifferentiated cell.

Переход к пассивной стратегии заражения первого промежуточного хозяина повлек за собой существенные изменения в строении мирацидиев *Hemiurata*. Исследованная нами личинка *D. varicus* – чрезвычайно миниатюризована и упрощена по сравнению с любым описанным «активным» мирацидием (Wilson, 1969a, 1969b, 1969c, 1970, 1971; Pan, 1980; Тихомиров, 2000). Смена стратегии заражения, включающая смену среды, в которой мирацидий активен (с водной среды на среду содержимого кишки моллюска), полностью изменила функциональную нагрузку на все клеточные системы – вероятно, это и послужило причиной столь резких и глубоких структурных модификаций.

Ранее нами было высказано предположение о несоответствии ресничного способа локомоции мирацидиев условиям вязкого слизистого содержимого кишечника моллюска (Smirnov, Gonchar, 2022). Преобразования покровов мирацидиев *Hemiurata* полностью подтверждают этот тезис. Мы полагаем, что наблюдаемое разнообразие организации покровов у гемиуратных личинок отражает этапы редукции ресничного покрова и его замещения шипами. Мирацидий *Lecithaster salmonis* характеризуется полноценно развитым ресничным покровом (Schell, 1975). В этом контексте предположение Семенова (1991) о цирриподобной природе «шипов» личинок гемиурат выглядит вполне логичным, ведь материал для формирования таких структур имеется у некоторых личинок. Вероятно, собранные в пучки реснички действительно позволили бы мирацидиям более успешно перемещаться в вязком содержимом кишки (таковой способ передвижения по субстрату известен для ряда инфузорий). С другой стороны, описание личинки *Lecithochirium furcolabiatum* (Matthews, Matthews, 1991) демонстрирует схему покровов, преимущественно лишенных ресничек. И пусть авторы не решились описывать эти покровы как тегумент, в который впаяны несущие реснички эпителиальные пластинки, – такая трактовка, безусловно, напрашивается. Исходя из этого, логично было бы предположить, что наблюдаемые у гемиуратных мирацидиев шипы могли бы являться классическими для Neodermata шипами тегумента. Мирацидий *D. varicus*, описываемый в данной работе, оказался весьма удачным объектом для проверки этих двух гипотез. Организация покровов личинки *D. varicus* во многом напоминает строение покровов мирацидия *L. furcolabiatum*. Здесь мы также наблюдаем отдельные эпителиальные пластинки, располагающиеся в передней части личинки. Однако, эти пластинки несут и реснички, и шипы. Очевидно, что шипы используются личинкой для проникновения через кишечный эпителий. Механизм этого проникновения несложно представить, если учесть, что передняя часть личинки способна выворачиваться. Выворачивание этого участка сопровождается выбросом вооружения из шипов – так, вероятно, личинка способна «пробить» эпителий кишки. Самыми эффективными в этом процессе, конечно же, являются передние

шпиры (самые длинные). В таком случае не столь удивительным кажется то, что шпиры формируются именно на поверхности эпителиальных пластинок, а не на тегументе, который составляет большую часть покровов личинки. Необычное место расположения шпиров можно объяснить тем, что после проникновения мирацидия в стенку кишечника моллюска-хозяина эти структуры полностью теряют функциональную нагрузку. Сбрасывая эпителиальные пластинки в процессе проникновения, мирацидий *D. varicus* избавляется и от шпиров, которые уже сыграли свою роль. Важно отметить, что эпителиальные пластинки приобрели новую для подобных клеток функцию, фактически став элементом аппарата проникновения. Об этом свидетельствуют чуть ли не все детали их строения. Описанный мембранный клубок в средней части пластинки скорее всего выполняет функцию ребра жесткости, что, очевидно, увеличивает эффективность проникновения. Открытым остается вопрос о возможности выполнения локомоторной функции подобными эпителиальными пластинками. Мы склонны трактовать ресничный аппарат пластинок мирацидия *D. varicus* как своеобразный рудимент. Во-первых, ресничек на поверхности этих клеток не так уж и много – их явно недостаточно для локомоции целого организма в слизистом содержимом кишки. Во-вторых, корешковый аппарат этих ресничек значительно редуцирован. В-третьих, для большинства мирацидиев *Hemiarata* реснички на поверхности не описаны вовсе, что также намекает на «остаточную» природу ресничек у *D. varicus*.

Определив общую схему строения покровов и природу шпиров на примере *D. varicus*, мы можем вкладывать новый смысл в старые схемы по некоторым другим мирацидиям *Hemiarata*. Так, личинка *Proterometra dickermanni*, описанная Андерсонами (Anderson, Anderson, 1963), характеризуется покровами, схожими с покровами *D. varicus*. Пять эпителиальных пластинок, расположенных вокруг апекса этой личинки, по-видимому, несут настоящие шпиры, которые авторы обозначают как «щетинки». Возможно, похожая организация наблюдается и у личинок семейства *Hirudinellidae* (Muruges, Madhavi, 1990). А вот такие мирацидии, каких описывают для *Halipegus amherstensis* (Ranking, 1944), *Nematobothrium texomensis* (Self et al., 1963) или *Bunocotyle progenetica* (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003), демонстрируют несколько иную схему. Вся поверхность таких личинок или большая ее часть покрыта шпирами. Скорее всего, и эти шпиры являются элементами эпителиальных пластинок. Последние, покрывая практически все тело мирацидия, в данном случае оказались полностью лишены ресничек. Таким образом, для некоторых личинок *Hemiarata* характерны редукция эпителиальных пластинок и их концентрация на переднем конце, для других характерно наличие полноценно развитых «шипастых» пластинок, покрывающих большую часть тела.

Открытым остается вопрос о возможности локомоции мирацидия *D. varicus* в кишке моллюска. Как было сказано выше, эффективное использование ресничек выглядит сомнительным. Мы полагаем, что организация мускулатуры у личинки

D. varicus позволяет личинке осуществлять только один тип движения: вворачивание/выворачивание переднего конца. Возможно, что работа переднего конца как интроверта позволяет мирацидию перемещаться, но столь же вероятно, что личинка использует этот тип движения исключительно для проникновения в кишечный эпителий. Не исключено, что возле поверхности кишки личинка оказывается в результате пассивного перемещения вместе с остальным содержимым кишки.

Общий уровень редукции клеточных систем мирацидия *D. varicus* сопоставим с тем, что наблюдается у других «пассивных» мирацидиев (Smirnov, Dobrovolskij, 2019, 2021; Smirnov, Gonchar, 2022). Экстремальная редукция нервной системы, безусловно, связана с отсутствием необходимости поиска первого промежуточного хозяина. Вопрос о том, как именно осуществляется работа таких простых нервных систем, какие мы наблюдаем у пассивных личинок требует дополнительных исследований. Тем не менее, очевидно, что ситуация, при которой всего один нейрон обеспечивают работу всей мускулатуры организма, накладывает определенные ограничения на иннервацию. Судя по всему, редукция нервной системы пассивных личинок влечет за собой компактизацию нейромышечного взаимодействия. Вероятно, единичной нервной клетке *D. varicus* оказывается затруднительно связаться со всеми элементами мускулатуры. Отростки мышечных клеток, которые мы наблюдаем у мирацидия *D. varicus*, видимо, снимают эту задачу с нейронов и самостоятельно тянутся к последним. Похожую картину мы наблюдали у «пассивного» мирацидия *Parvatrema affine* (Smirnov, Dobrovolskij, 2021). Вполне вероятно, что эти отростки гомологичны перикарионам (миоцитонам) мышечных клеток «активных» личинок, но в случае *D. varicus* ядра редуцированы, и в отростках не наблюдается ничего, кроме митохондрий и гранул гликогена. Видимо, отростки сохраняют функцию запасаания питательных веществ для работы мускулатуры.

Судя по всему, тенденция к редукции выделительной системы является общей для «пассивных» мирацидиев (Smirnov, Gonchar, 2022). Вероятно, характерный для них пассивный образ жизни не сопровождается накоплением критической концентрации метаболитов, что делает возможной полную редукцию протонефридиев. Осморегуляторные потребности «пассивных» мирацидиев крайне сложно определить, но отсутствие специализированной выделительной системы и у личинки *D. varicus*, и у некоторых ранее описанных «пассивных» личинок (Smirnov, Dobrovolskij, 2021; Smirnov, Gonchar, 2022) позволяет утверждать, что эти потребности невелики.

Фактически все системы мирацидия *D. varicus* можно считать редуцированными по сравнению с «активными» личинками. Все, за исключением аппарата проникновения. Строение личинки демонстрирует, что проникновение в ткани моллюска – главная (если не единственная) функция личинки. Как было сказано выше, важную роль в этом процессе играют эпителиальные пластинки. Столь же значимыми элементами, вероятно, являются железы, занимающие переднюю половину тела.

Не исключено, что и снабженный развитым секрет-продуцирующим аппаратом цитон тегумента, занимающий большую часть задней половины личинки также участвует в проникновении или миграции мирацидия в тканях моллюска-хозяина. Разнообразие элементов аппарата проникновения может указывать на «сложность» процесса проникновения через кишечный эпителий.

Очевидно, что после метаморфоза мирацидия *D. varicus* материнская спороциста будет развиваться – эта стадия полноценно развита у гемиурат (Madhavi, 1978) и представлена крупным подвижным червеобразным организмом. Это означает, что в мирацидии заложен потенциал для развития соматических элементов. Как и в ранее описанных нами случаях (Smirnov, Dobrovolskij, 2019, 2021; Smirnov, Gonchar, 2022), мы полагаем, что этот потенциал реализуется за счет деления недифференцированной клетки и последующей специализации ее потомков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Смена стратегии заражения первого промежуточного хозяина повлекла за собой существенные преобразования в строении мирацидиев *Hemiurata*, что ясно и из многочисленных светооптических схем, и из приводимых нами данных по *D. varicus*. Мирацидий *D. varicus* – сильно миниатюризованный организм, сложенный из малого числа клеточных элементов. Главная функция мирацидия – проникновение в кишечный эпителий моллюска-хозяина. Клеточные элементы, не являющиеся необходимыми для выполнения этой функции, подверглись редукции. Важной тенденцией эволюции мирацидиев *Hemiurata* следует считать появление шипов и дальнейшее замещение ими ресничек на поверхности эпителиальных пластинок. Очевидно, что шипы служат для внедрения мирацидия в кишечный эпителий. Не исключено, что шипы могут увеличивать эффективность движения мирацидия в химусе кишки у некоторых представителей *Hemiurata*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа была выполнена в рамках государственной академической программы 1021051402849-1 (AAAA-A19-119020690109-2).

Авторы выражают благодарность К.В. Галактионову за комментарии и редактуру текста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Семёнов О.Ю. 1991. Мирацидии: строение, биология, взаимодействие моллюсками. Тр. ЛОЕ 83 (4): 203 с. [Semenov O.Y. 1991. Miracidia: structure, biology, inter-relationships with molluscs. Tr. LOE 83 (4): 203 pp. (in Russian)].
- Тихомиров И.А. 2000. Микроанатомия мирацидия *Philophthalmus rhionica* (Trematoda: Philophthalmidae). Паразитология 34 (3): 210–221. [Tikhomirov I.A. 2000. Microanatomy of *Philophthalmus rhionica* miracidium (Trematoda: Philophthalmidae). Parasitologiya 34 (3): 210–221. (in Russian)].
- Anderson M.G., Anderson F.M. 1963. Life history of *Proterometra dickermani* Anderson, 1962. The Journal of Parasitology 49 (2): 275–280. <https://doi.org/10.2307/3275994>

- Baylis H.A. 1938. On two species of the trematode genus *Didymozoon* from the mackerel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 22 (2): 485–492. <https://doi.org/10.1017/S0025315400012388>
- Brooks D.R., O'Grady R.T., Glen D.R. 1985. Phylogenetic analysis of the Digenea (Platyhelminthes: Cercomeria) with comments on their adaptive radiation. *Canadian Journal of Zoology* 63 (2): 411–443.
- Galaktionov K.V., Dobrovolskij A.A. 2003. The biology and evolution of trematodes: an essay on the biology, morphology, life cycles, transmissions, and evolution of digenetic trematodes. Springer Science & Business Media.
- Gibson D.I., Bray R.A. 1979. The Hemiuroidea: terminology, systematics and evolution. *Bulletin of the British Museum* 36: 35–146. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.3604>
- Hussey K.L. 1945. The miracidium of *Proterometra macrostoma* (Faust) Horsfall 1933. *The Journal of Parasitology* 31 (4): 269–271.
- Looss A. 1894. Die Distomen unserer Fische und Frösche: Neue Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Distomenkörpers. *Bibliotheca Zoologica* 6 (16): 1–296.
- Madhavi R. 1978. Life history of *Genarchopsis goppo* Ozaki, 1925 (Trematoda: Hemiuriidae) from the freshwater fish *Channa punctata*. *Journal of Helminthology* 52 (3): 251–259. <https://doi.org/10.1017/S0022149X00005459>
- Matthews B.F., Matthews R.A. 1991. *Lecithochirium furcolabiatum* (Jones, 1933), Dawes 1947: The miracidium and mother sporocyst. *Journal of Helminthology* 65 (4): 259–269. <https://doi.org/10.1017/S0022149X0001083X>
- Muruges M., Madhavi R. 1990. Egg and miracidium of *Hirudinella ventricosa* (Trematoda: Hirudinellidae). *The Journal of Parasitology* 76 (5): 748–749. <https://doi.org/10.2307/3282998>
- Olson P.D., Cribb T.H., Tkach V.V., Bray R.A., Littlewood D.T.J. 2003. Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminthes: Trematoda) 1. *International Journal for Parasitology* 33 (7): 733–755. [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(03\)00049-3](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(03)00049-3)
- Pan C.T. 1980. The fine structure of the miracidium of *Schistosoma mansoni*. *Journal of Invertebrate Pathology* 36 (3): 307–372. [https://doi.org/10.1016/0022-2011\(80\)90040-3](https://doi.org/10.1016/0022-2011(80)90040-3)
- Ranking J.S. 1944. A review of the trematode genus *Halipegus* Looss, 1899, with an account of the life history of *H. amherstensis* n. sp. *Transactions of the American Microscopical Society* 63(2): 149–164. <https://doi.org/10.2307/3223157>
- Schauinsland H. 1883. Beitrag zur Kenntniss der Embryonalentwicklung der Trematoden. Gustav Fischer.
- Schell S.C. 1975. The miracidium of *Lecithaster salmons* Yamaguti, 1934 (Trematoda: Hemiuroidea). *The Journal of Parasitology* 61 (3): 562–563. <https://doi.org/10.2307/3279350>
- Self J.T., Peters L.E., Davis C.E. 1963. The egg, miracidium, and adult of *Nematobothrium texomensis* (Trematoda: Digenea). *The Journal of Parasitology* 49 (5): 731–736. <https://doi.org/10.2307/3275914>
- Smirnov P.A., Gonchar A. 2022. Miracidium of *Steringophorus furciger* (Digenea: Fellodistomidae) and other passive Bucephalata larvae. *Zoomorphology* 142: 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00435-022-00580-6>
- Smirnov P.A., Dobrovolskij A.A. 2019. What is hidden under an eggshell? Ultrastructural evidence on morphology of "passive" *Prosorhynchus squamatus* miracidium (Digenea: Bucephalidae). *Invertebrate Zoology* 16(4): 361–376. <https://doi.org/10.15298/invertzool.16.4.04>
- Smirnov P.A., Dobrovolskij A.A. 2021. Fine structure of a tiny gymnophalloid miracidium (Digenea). *Journal of Morphology* 282(9): 1374–1381. <https://doi.org/10.1002/jmor.21392>
- Stunkard H.W. 1956. The morphology and life-history of the digenetic trematode, *Azygia sebae* Ward, 1910. *The Biological Bulletin* 111 (2): 248–268. <https://doi.org/10.2307/1539017>
- Wilson R.A. 1969a. Fine structure of the tegument of the miracidium of *Fasciola hepatica* L. *The Journal of Parasitology* 55 (1): 124–133. <https://doi.org/10.2307/3277361>
- Wilson R.A. 1969b. Fine structure and organization of the musculature in the miracidium of *Fasciola hepatica*. *The Journal of Parasitology* 55 (6): 1153–1161. <https://doi.org/10.2307/3277247>

- Wilson R.A. 1969c. The fine structure of the protonephridial system in the miracidium of *Fasciola hepatica*. *Parasitology* 59 (2): 461–467. <https://doi.org/10.1017/s003118200008241x>
- Wilson R.A. 1970. Fine structure of the nervous system and specialized nerve endings in the miracidium of *Fasciola hepatica*. *Parasitology* 60 (3): 399–410. <https://doi.org/10.1017/S0031182000078197>
- Wilson R.A. 1971. Gland cells and secretions in the miracidium of *Fasciola hepatica*. *Parasitology* 63 (2): 225–231. <https://doi.org/10.1017/S0031182000079543>
- Wootton D.M. 1957. Notes on the life-cycle of *Azygia acuminata* Goldberger, 1911 (Azygiidae-Trematoda). *The Biological Bulletin* 113 (3): 488–498. <https://doi.org/10.2307/1539078>

RECONSTRUCTION OF *DEROGENES VARICUS* MIRACIDIUM (DIGENEA: DEROGENIDAE): FIRST ULTRASTRUCTURAL DESCRIPTION OF SPINES ON THE SURFACE OF HEMIURATA LARVAE.

Peter A. Smirnov, D. Y. Krupenko

Keywords: Miracidium, Larva, TEM, Digenea, Hemiuroidea, Derogenidae

SUMMARY

We performed the detailed ultrastructural reconstruction of the “passive” miracidium of *Derogenes varicus* – the species from Hemiurata group. The miracidium is highly miniaturized and simplified in comparison with the “active” miracidia. For the first time we elucidate the nature of the spines on the surface of hemiuroid larva: they are derivatives of the epithelial plates. The anterior end of the larva is equipped with three epithelial plates, that bear both spines and cilia. The major part of the miracidial surface is formed by tegument. The nervous and excretory systems of the *D. varicus* miracidium are extremely reduced. Single undifferentiated cell comprises the germinal material of the miracidium. We discuss the trends of evolution of hemiuroid miracidia that are associated with transition to passive strategy of infection.

УДК 595.775: 599.322.2

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ СОВРЕМЕННОГО ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ БЛОХ МАЛОГО СУСЛИКА В СЕВЕРО-ЗАПАДНОМ ПРИКАСПИИ

© 2023 г. Ш. В. Магеррамов^{а, *}, К. С. Марцоха^а,
В. С. Манджиева^б, М. Г. Смолянкина^б,
М. П. Григорьев^б, А. А. Кузнецов^а, Н. В. Попов^{а, **}

^аФКУН Российский противочумный институт «Микроб» Роспотребнадзора,
ул. Университетская, д. 46, Саратов, 410005 Россия

^бФКУЗ «Астраханская противочумная станция» Роспотребнадзора,
ул. Кубанская, д. 3, Астрахань, 414000 Россия

*e-mail: magerramov.1994@list.ru

**e-mail: popovnv47@mail.ru

Поступила в редакцию 25.01.2023 г.

После доработки 11.02.2023 г.

Принята к публикации 16.02.2023 г.

Доминирующим зональным видом грызунов в степях и полупустынях Прикаспийской низменности является малый суслик *Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778). Виды блох – его специфические эктопаразиты – играют заметную роль в возникновении эпизоотий чумы на данной территории. В статье рассматривается влияние глобального потепления климата на динамику численности блох малого суслика в зоне северных пустынь на территории Прикаспийской низменности. Для анализа использованы литературные источники и обширные архивные материалы. В качестве модельной территории выбран Ильменно-Придельтовый ландшафтный район (юго-запад Астраханской области), по которому имеются наиболее полные информативные данные. Статистически обработаны сведения о ежегодных весенне-летних учетах индексов обилия блох в шерсти и входах нор малого суслика, а также показатели его численности (число особей на 1 га), среднемесячные показатели температуры воздуха по метеостанциям г. Астрахань за последние 70 лет. Раскрывается механизм влияния современного потепления климата на динамику численности блох малого суслика на территории Прикаспийской низменности в период 1950–2021 гг.

Ключевые слова: малый суслик, численность блох, потепление климата, среднемесячные температуры

DOI: 10.31857/S0031184723020035; **EDN:** AZYUMY

Малый суслик *Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778) населяет равнинные и предгорные (до 400–500 м над ур. м.) засушливые степи и полупустыни Приднепровья, Предкавказья, Нижнего Поволжья, Волго-Уральского междуречья, Зауралья, Приаралья, Бетпак-Далы (Павлинов и др., 2002). В границах ареала малого суслика функционируют 5 природных очагов чумы (где этот грызун является основным носителем чумного микроба): Прикаспийский Северо-Западный степной, Дагестанский равнинно-предгорный, Терско-Сунженский низкогорный, Волго-Уральский степной, Урало-Уильский степной (Онищенко, Кутырев, 2004). Общая площадь этих пяти природных очагов составляет 217104 км². Кроме того, в северной подзоне пустынной зоны Казахстана локальные эпизоотии чумы в поселениях малых сусликов неоднократно регистрировали в Приаралье (Попов, 2016). В последние десятилетия для равнинных и предгорных природных очагов сусликового типа характерен межэпизоотический период. Последние эпизоотические проявления в поселениях малых сусликов зарегистрированы в Прикаспийском Северо-Западном степном очаге в 1990 г., в Терско-Сунженском низкогорном – в 2000 г., в Волго-Уральском степном – в 2001 г., в Урало-Уильском степном – в 2002 г., в Дагестанском равнинно-предгорном – в 2003 г. Вместе с тем, в границах природных очагов сусликового типа продолжают периодически регистрировать антитела к чумному микробу в крови животных или ДНК возбудителя чумы, что свидетельствует о сохранении их эпизоотического потенциала (Медведев и др., 2019). Наступление межэпизоотического периода в природных очагах сусликового типа Северного, Северо-Западного Прикаспия и Предкавказья связывают с современным потеплением климата и падением уровня Каспийского моря (Попов и др., 2013, 2016).

Специфическими эктопаразитами малого суслика являются блохи *Neopsylla setosa* (Wagner, 1898), *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), *Frontopsylla semura* (Wagner et Ioff, 1926), которые в совокупности составляют почти 100% от всех блох, обнаруженных на зверьках в их норах и гнездах. На прочие виды приходится всего лишь 0.1–0.3%. Во всех пяти вышеупомянутых природных очагах чумы данные виды блох являются основными переносчиками и хранителями возбудителя чумы (Гончаров и др., 2013; Кадастр эпидемических ..., 2016).

В последние десятилетия в результате аридизации климата и под влиянием антропогенных факторов в регионе Северо-Западного Прикаспия произошли опустынивание зональных ландшафтов и изменение ареалов животных (Доскач, 1979; Дмитриев, 2001). Начавшееся в 40–50-х гг. прошлого столетия глобальное потепление климата носило поступательный, волнообразный характер и предопределило, в целом, значительное повышение температуры зимних месяцев (Lang, 1996; Parmenter et al., 1999; Hubbart et al., 2011; Золотокрылин и др., 2015; Колчин и др., 2017; Черенкова, 2019). Для малых сусликов это явилось основной причиной изменения сроков пробуждения

(стали просыпаться намного раньше) и сроков наступления других фенологических фаз их жизнедеятельности. Как следствие, это обусловило сокращение численности не только сусликов, но и основных его специфических эктопаразитов – блох *C. tesquorum*, *N. setosa* и *F. semura* в Прикаспии и Предкавказье во второй половине XX и начале XXI столетий.

Цель работы – оценить влияние повышения температуры зимних месяцев на динамику численности блох малого суслика в модельном Ильменно-Придельтовом ландшафтном районе Прикаспийской низменности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Настоящие исследования осуществлялись на базе Яндыковского отделения ФКУЗ «Астраханская противочумная станция» Роспотребнадзора. В работе использованы архивные и оперативные материалы ФКУН Российский противочумный институт «Микроб» Роспотребнадзора за период 1950–2021 гг., литературные источники. Статистически обработаны и проанализированы данные ежегодных весенне-летних учетов индексов обилия (ИО) блох в шерсти и входах нор малого суслика на территории Ильменно-Придельтового ландшафтного района, расположенного на Прикаспийской низменности в границах Волго-Кумского междуречья, а также показатели численности малого суслика (число особей на 1 га), среднемесячные показатели температуры воздуха по метеостанциям г. Астрахань за период 1950–2021 гг. Данные по численности блох в гнездах малого суслика за указанный период не анализировались из-за их отсутствия или недостаточного объема.

В качестве индикаторного показателя, определяющего степень неблагоприятного воздействия климатических факторов на состояние популяций блох, использован суммарный показатель средней температуры воздуха января–февраля в указанный период. Для выявления линии тренда многолетней динамики ИО блох использован метод полиномиальной аппроксимации. Для установления достоверности влияния суммарных показателей среднемесячных температур воздуха января–февраля на динамику численности блох малого суслика материал был сгруппирован по десятилетним периодам (Колчин и др., 2017).

Для каждого из периодов определен коэффициент корреляции (R) между суммарными показателями средних значений температур января – февраля и показателями ИО блох в шерсти зверьков и во входах нор, а также численностью малого суслика на 1 га. Определена достоверность различий в средних показателях температуры и индекса обилия блох малого суслика по семи выделенным периодам. Статистическая и графическая обработка данных выполнена с применением программ MS Excel 2000 (Microsoft Corp.) и Statistica 6.0 (Statsoft Inc., OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ареал политипического вида блохи *N. setosa* (насчитывает 2 подвида) – паразита малого суслика – простирается от Восточной Европы до Передней, Средней и Центральной Азии, Южной Сибири. Находки данного вида отмечены в Предкавказье, центральной части Большого Кавказа, Малого Кавказа и Армянского нагорья (Котти,

2018). *N. setosa* – наиболее эффективный переносчик из числа сусликовых блох (Бибикова, Классовский, 1974; Деревянченко и др., 1962; Попов, 2002).

На территории Северо-Западного Прикаспия и Предкавказья в поселениях малого суслика блоха *N. setosa* распространена повсеместно. На других фоновых видах грызунов она встречается спорадически, в единичных экземплярах. Эту блоху часто регистрируют в шерсти степного хорька *Mustela eversmanii* (Lesson, 1827), добывающего малого суслика в его норах. *N. setosa* – обитатель преимущественно гнезд малого суслика (Вагнер, Иофф, 1926; Гришина, Степанов, 1928; Игнатъев, Молодцова, 1929; Иофф, Тифлов, 1954; Миронов и др., 1963; Князева, 1987), где, независимо от сезона года, сосредоточено до 98% общего запаса блох. Согласно литературным данным, максимальный запас блох по микробиотопу отмечается весной – в марте–апреле. Это связано со значительным выплодом имаго из перезимовавших коконов и началом физиологической активности насекомых. Ко времени залегания в летнюю спячку взрослых животных (май–июнь) обилие блох резко снижается во всех элементах микробиотопа. Рост числа блох в популяции происходит осенью (сентябрь–октябрь). В период спячки зверьков *N. setosa* в имагинальной фазе встречается в гнездах, но в количестве, значительно меньшем, чем в период массового пробуждения малых сусликов (Князева, 1987).

Размножение *N. setosa* происходит в период активности малого суслика. Самки с крупными ооцитами регистрируют сразу же после пробуждения зверьков. Однако в этот период большинство самок еще не приступает к откладке яиц. Существенное влияние на скорость созревания ооцитов и частоту кладок оказывает температура. При низких значениях (3–7°С) одна кладка происходит за 10.5 суток. При температуре 16–17°С самки способны за сутки сделать 1.1 кладки из 1–3 яиц (Брюханова, 1973). Растянутый выплод имаго предполагает неодинаковую продолжительность жизни взрослых особей. Блохи, выплотившиеся до полного залегания сусликов в спячку и прожившие до начала весенней активности зверьков, отличаются максимальными сроками жизни – 7–9 месяцев. Этому способствуют низкая гонотрофическая активность насекомых или полное ее отсутствие, а также пониженная температура среды (Лапина, Лукьянова, 1965). В своих исследованиях А.Д. Лукьянова и Н.Ф. Лапина (1965) отмечают тот факт, что с июля по апрель следующего года в гнездах с хозяином доживало всего 0.7% блох. Голодные блохи без хозяина выживали 307 дней, с хозяином – 520. Отметим, что продолжительность жизни насекомых, выплотившихся в период пробуждения или после этого периода основной массы зверьков, в условиях высокой гонотрофической активности и постоянно возрастающей температуры среды сокращается до 3–4 месяцев. В течение года для блох *N. setosa* характерна одна генерация (Брюханова, 1973; Князева, 1987).

Блоха *C. tesquorum* является массовым специфическим паразитом малого, горного *Spermophilus musicus* (Menetries, 1832), длиннохвостого *Urocitellus undulatus* (Pallas, 1779) и других видов сусликов Палеарктики. Границы ее распространения совпадают с ареалом хозяев-прокормителей. Максимальная численность *C. tesquorum* регистрируется на обширных пространствах полупустынь Прикаспия. В регионе Северо-Западного Прикаспия блохи этого вида в поселениях малого суслика встречаются повсеместно. Этот вид блох встречается не только на малых сусликах, но и на других грызунах, обитающих на исследованной территории: тушканчиках (*Dipodidae* Fischer von Waldheim, 1817), полуденной *Meriones meridianus* (Pallas, 1773) и гребенщиковой *Meriones tamariscinus* (Pallas, 1773) песчанках, обыкновенной *Microtus arvalis* (Pallas, 1778) и общественной *Microtus socialis* (Pallas, 1773) полевках, сером хомячке *Cricetulus migratorius* (Pallas, 1773), обыкновенной слепушонке *Ellobius talpinus* (Pallas, 1770). В сборах с хорьков, посещающих большое количество нор грызунов, ИО *C. tesquorum* выше, чем на основных прокормителях. Отметим, что ее доминирование в гнездах регистрируется фактически повсеместно и независимо от сезона. По материалам авторов (Новокрещенова, 1960; Миронов и др., 1963; Князева, 1987), *C. tesquorum* обнаруживает довольно высокую привязанность к шерсти сусликов – в разные годы на малых сусликах встречалось более 80% от общего запаса блох данного вида. Т.В. Князевой (1987) установлено, что в летний сезон блохи *C. tesquorum* в большем количестве находились в шерсти молодых, нежели половозрелых зверьков. Максимальная частота кладок у взрослых самок *C. tesquorum* наблюдается при температуре 19–21 и 23–24°C, соответственно, 2,2 и 2,4 кладки из 3–5 яиц. С понижением температуры число кладок уменьшается. В гнездах со спящим сусликом размножение этого вида блох не зарегистрировано (Брюханова, Суркова, 1970). Гонотрофическая активность самок *C. tesquorum* в среднем продолжается 40–45 дней (Шатас, 1965). Жизненный цикл этого вида блох тесно связан с фенологическими периодами в экологии хозяина-прокормителя. Наиболее активное размножение эктопаразитов происходит в апреле–мае в выводковых гнездах хозяина. Массовый выплод *C. tesquorum* приурочен к расселению молодняка суслика. Молодые имаго встречаются в течение всего активного периода жизни прокормителя. По данным А.Д. Лукьяновой и Н.Ф. Лапиной (1965), *C. tesquorum* могут выживать в гнездах малого суслика как в присутствии зверька, так и без него, в течение 7–10 месяцев – с осени до весны следующего года. Для этого вида в течение года характерны две генерации.

Блоха *F. semura* – паразит малого, горного и крапчатого *Spermophilus suslicus* (Guldenstaedt, 1770) сусликов в Восточной Европе, в Прикаспийско-Туранском регионе, Казахстане, в Центральном и Восточном Предкавказье, в центральной части Большого Кавказа (Котти, 2014). *F. semura* в поселениях малого суслика на территории Прикаспийской низменности встречается повсеместно. Данный вид блохи часто регистрируется и на степном хоре. Согласно литературным данным (Герасимова и др.,

1977; Князева, 1987), основная часть блох изученного вида постоянно сосредоточена в гнездах сусликов. По степени привязанности к прокормителю *F. semura* занимает промежуточное положение между *N. setosa* и *C. tesquorum* (Новокрещенова, 1960; Миронов и др., 1963; Князева, 1987). Для нее закономерной особенностью является снижение обилия от весны к лету, т.е. имаго существуют в природе не круглогодично, а лишь с осени до лета и отмирают в жаркое время года. Максимальное значение индексов обилия блох на грызунах регистрируется в марте–апреле. У *F. semura* в течение года развивается одна генерация. В опытах А.А. Флегонтовой (1951) установлены очень редкое блокообразование и передача инфекции блокированными блохами *F. semura* (в 1.8% случаев). Т.В. Князева и Л.Н. Величко (1990) экспериментально подтверждают, что при питании на неспецифическом прокормителе образование блока преджелудка у *F. semura* затруднено. Для грызунов при групповых подкормках установлена также возможность передачи инфекции здоровым особям зараженными неблокированными особями.

Численность блох в природе зависит от многих экологических факторов. Первоочередное влияние оказывает уровень численности их прокормителей. Определенную роль могут играть особенности фенологии суслика, его пространственного распределения, миграционной подвижности в течение периода бодрствования и др. Большое значение имеют погодные условия, определяющие микроклимат норových биоценозов – среды обитания преимагинальных стадий этих насекомых. Из антропогенных факторов особое значение имеют дезинсекционные обработки и качество их выполнения. Значительное влияние оказывает специфика паразито-хозяинных отношений, существенно различающихся у разных видов блох.

Важно отметить, что виды с широким кругом хозяев менее подвержены неблагоприятным влияниям при резких сокращениях численности их основных прокормителей, зато исчезновение единственного источника пищи для высокоспецифичных видов может иметь катастрофические последствия. В то же время способность специфических блох к длительному голоданию позволяет виду смягчить воздействие колебаний численности хозяина.

Численность малого суслика в Прикаспийской низменности, основного прокормителя специфических эктопаразитов, на фоне первой волны потепления климата в 40–50-х гг. XX века стала повсеместно снижаться (рис. 1).

Численность блох на сусликах и во входах нор находилась до конца 80 гг. прошлого века практически на одном уровне. Коэффициент корреляции (R) между суммарными показателями средних значений температур января–февраля и показателями индекса обилия блох в шерсти зверьков составил -0.86 , а R между суммарными показателями средних значений температур января–февраля и показателями индекса во входах нор соответственно -0.81 .

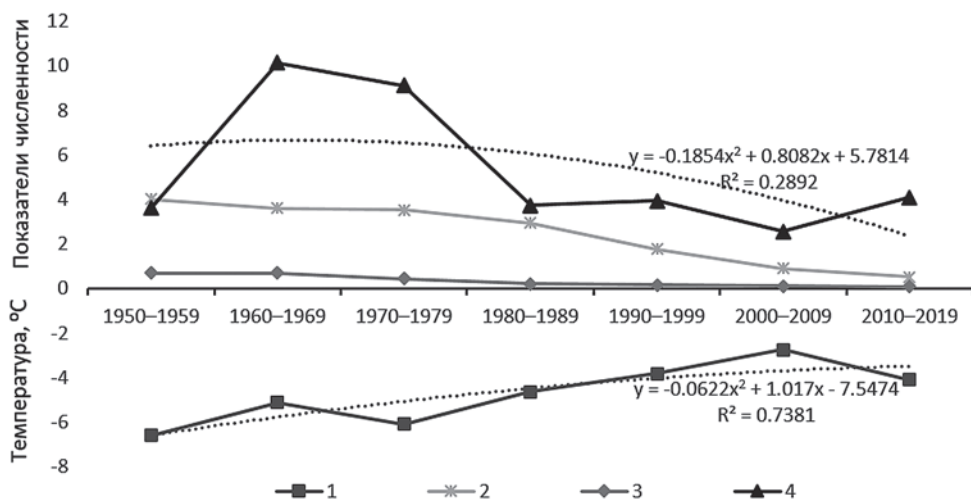


Рисунок 1. Многолетняя динамика численности малого суслика, средние индексы обилия блох в шерсти, средние индексы обилия блох во входах нор в Ильменно-Придельтовом ландшафтном районе Прикаспийской низменности и средние среднемесячные температуры воздуха января–февраля (по данным метеостанции г. Астрахань) в 1950–2019 гг.: 1 – средняя температура января–февраля, 2 – средние индексы обилия блох в шерсти, 3 – средние индексы обилия блох во входах нор, 4 – число зверьков на 1 га.

Figure 1. Perennial population dynamics of ground squirrels, average fleas in fur amount index, average fleas in nests amount index on territory of Ilmenno-Prideltovy landscape region of Caspian Depression and average January-February monthly temperature index (via Astrakhan metiostation) in period of 1950–2019: 1 – average January–February temperature, 2 – average fleas amount index in mammal's fur, 3 – average fleas amount index in nests entrances, 4 – amount of sousliks per 1 ha.

Как свидетельствуют данные наблюдений, численность блох малого суслика на территории Ильменно-Предельтового района Прикаспийской низменности за 70 лет исследований претерпела десятикратное снижение.

Для удобства анализа период наблюдений разбит на десятилетние периоды: 1950–1959, 1960–1969, 1970–1979, 1980–1989, 1990–1999, 2000–2009, 2010–2019 гг. и наше время (2020–2021 гг.). Индекс обилия блох *N. setosa* варьировал в шерсти малого суслика от 0.70 до 6.21 во входах нор – от 0.05 до 1.22; для *C. tesquorum* в шерсти – от 0.47 до 4.76, во входах нор – от 0 до 0.81; для *F. semura* в шерсти – от 0.08 до 1.35, во входах нор – от 0 до 0.25. Отмечено, что вплоть до периода 1980–1989 гг. ИО блох шерсти и входов нор малого суслика сохранялись на высоком уровне (рис. 2 и 3).

Начиная с периода 1980–1989 гг. отмечена выраженная тенденция сокращения численности блох малого суслика. Согласно весенним показателям ИО блох в шерсти малого суслика, в этот период, по сравнению с предыдущим, численность рассматриваемых видов блох уменьшилась – для *N. setosa* в 2 раза, для *C. tesquorum* в 1.1 раза, для *F. semura* в 4.7 раза. К 2020–2021 гг., по сравнению с предшествующим

десятилетием, показатели численности блох продолжали снижаться: для *N. setosa* в 3.2 раза (до 0.7), для *C. tesquorum* в 5.8 раза (до 0.47), для *F. semura* в 10.4 раза (до 0.025).

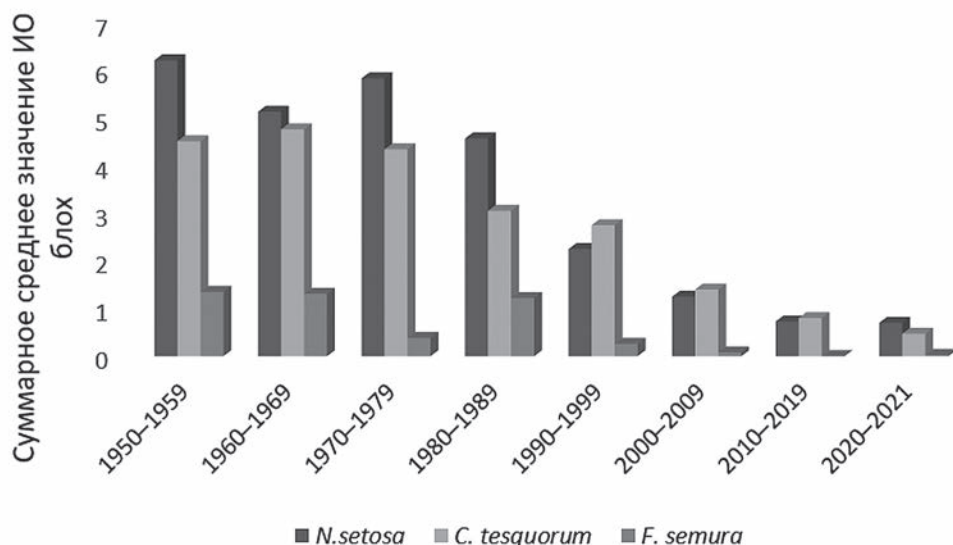


Рисунок 2. Индекс обилия блох в шерсти малого суслика на территории Ильменно-Придельтового ландшафтного района Прикаспийской низменности в 1950–2021 гг.

Figure 2. Average fleas in mammal's fur amount index on territory of Ilmenno-Prideltovy landscape region of Caspian Depression on period of 1950–2021.

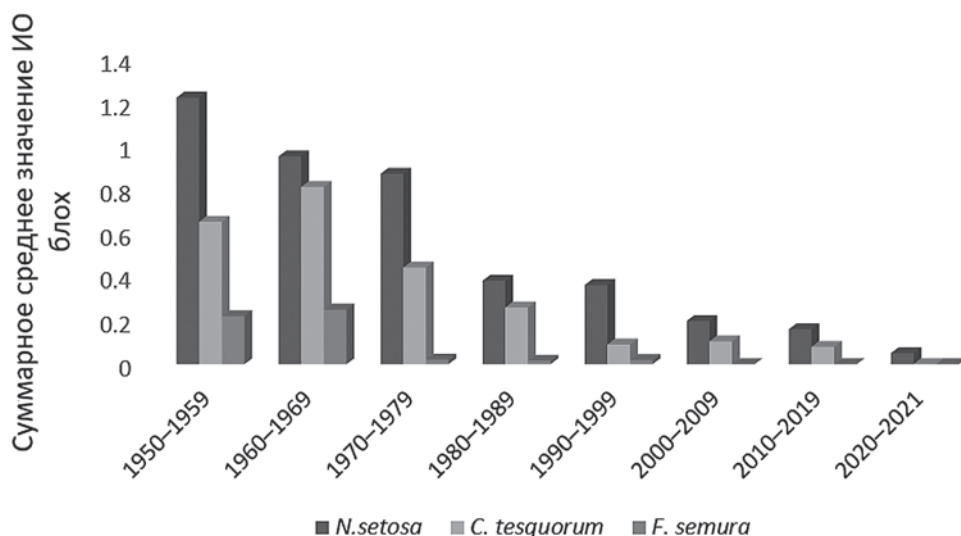


Рисунок 3. Индекс обилия блох во входах нор малого суслика на территории Ильменно-Придельтового ландшафтного района Прикаспийской низменности в 1950–2021 гг.

Figure 3. Average fleas in mammal's nests entrances amount index on territory of Ilmenno-Prideltovy landscape region of Caspian Depression on period of 1950–2021.

Показатели индекса обилия блох во входах нор малого суслика еще более снизились после 1990 г. и достигли нулевых значений к нашему времени.

В заключение отметим, что на фоне современного потепления климата, в первую очередь повышения температуры в зимние месяцы, в Ильменно-Придельтовом ландшафтном районе Прикаспийской низменности произошло значительное снижение численности малого суслика и индексов обилия его специфических видов блох – *N. setosa*, *C. tesquorum*, *F. semura*. В многолетнем аспекте тенденция снижения численности блох малого суслика отчетливо проявилась здесь после 1970 г. На этом фоне ИО блох в шерсти зверьков к нашему времени снизились в 8–15 раз. С нашей точки зрения, именно многократное снижение численности основных переносчиков чумного микроба предопределило прекращение эпизоотий в сохранившихся поселениях малого суслика. Подчеркнем, что сокращение численности блох во многом обусловлено изменением сроков прохождения фенологических фаз в популяциях малого суслика. В XXI столетии в Ильменно-Придельтовом районе Прикаспийской низменности, под влиянием повышения температуры января–февраля, пробуждение малого суслика происходит в зимний период (Маггеррамов и др., 2022). Последнее негативно сказывается на генеративной продуктивности перезимовавших блох анализируемых видов, вследствие очередной, но более ранней по сравнению с 70 годами прошлого столетия, смены гнезд их прокормителем – малым сусликом (строительство выводковых гнезд, изоляция зимовочных гнезд). При этом значительно увеличивается длительность пребывания перезимовавших блох в заброшенных (замурованных) зимовочных гнездах малого суслика – до периода выхода на поверхность и расселения молодняка малого суслика (март–апрель–май).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бибикина В.А., Классовский Л.Н. 1974. Передача чумы блохами. М, Медицина, 187 с. [Bibikova V.A., Klassovskij L.N. 1974. Peredacha chumy blohami. M., Medicina, 187 s. (in Russian)].
- Брюханова Л.В. 1973. К изучению биологии и экологии блох малого суслика в Предкавказье. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 20 с. [Bryuhanova L.V. 1973. K izucheniyu biologii i ekologii bloh malogo suslika v Predkavkaz'e. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Saratov, 20 s. (in Russian)].
- Брюханова Л.В., Суркова Л.А. 1970. К изучению годового цикла *Citellophilus tesquorum* в Предкавказье. Особо опасные инфекции. Ставрополь, вып. I, 51–55. [Bryuhanova L.V., Surkova L.A. 1970. K izucheniyu godovogo cikla *Citellophilus tesquorum* v Predkavkaz'e. Osobo opasnye infekcii. Stavropol', vyp. I, 51–55. (in Russian)].
- Вагнер Ю.Н., Иофф И.Г. 1926. Материалы к познанию фауны эктопаразитов Ю-В СССР. III. О блохах сусликов (тушканчиков) в связи с их ролью в распространении чумы в приволжских степях. Вестник микробиологии и эпидемиологии 5 (2): 57–100. [Vagner Yu.N., Ioff I.G. 1926. Materialy k poznaniyu fauny ektoparazitov Yu-V SSSR. III. O blohah suslikov (tushkanchikov) v svyazi s ih rol'yu v rasprostranenii chumy v privolzhskih stepyah. Vestnik mikrobiologii i epidemiologii 5 (2): 57–100. (in Russian)].

- Герасимова Н.Г., Денисова Н.Г., Денисов П.С., Князева Т.В., Лавровский А.А., Сурвилло А.В. 1977. Видовой состав и динамика численности блох малого суслика в местах стойкой очаговости чумы на Ергенинской Гряде. Паразитология XI (5): 446–451. [Gerasimova N.G., Denisova N.G., Denisov P.S., Knyazeva T.V., Lavrovskij A.A., Survillo A.V. 1977. Vidovoj sostav i dinamika chislenosti bloh malogo suslika v mestah stojkoj ochagovosti chumy na Ergeninskoj Gryade. Parazitologiya XI (5): 446–451. (in Russian)].
- Гончаров А.И., Тохов Ю.М., Плотнокова Е.П., Артюшина Ю.С. 2013. Список видов и подвидов блох, обнаруженных зараженными возбудителем чумы в естественных условиях. Ставрополь, 34 с. [Goncharov A.I., Tohov Yu.M., Plotnikova E.P., Artyushina Yu.S. 2013. Spisok vidov i podvidov bloh, obnaruzhennyh zarazhennymi vozбудitelem chumy v estestvennyh usloviyah. Stavropol', 34 s. (in Russian)].
- Гришина П.К., Степанов И.В. 1928. Посезонные изменения состава блох в норах суслика *Citellus pygmaeus* в Уральской губернии. Труды Первого Всесоюзного противочумного совещания. Саратов, 275–277. [Grishina P.K., Stepanov I.V. 1928. Posezonnnye izmeneniya sostava bloh v norah suslika *Citellus pygmaeus* v Ural'skoj gubernii. Trudy Pervogo Vsesoyuznogo protivochumnogo soveshchaniya. Saratov, 275–277. (in Russian)].
- Деревянченко К.И., Новикова Е.И., Лалазаров Г.А., Желдакова К.И., Леви М.И. 1962. Влияние некоторых факторов на заражающую способность блох. Тезисы докладов научной конференции по природной очаговости и профилактики чумы и туляремии. Ростов-н/Д., 104–112. [Derevyanchenko K.I., Novikova E.I., Lalazarov G.A., Zheldakova K.I., Levi M.I. 1962. Vliyanie nekotoryh faktorov na zarazhayushchuyu sposobnost' bloh. Tezisy докладov nauchnoj konferencii po prirodnoj ochagovosti i profilaktiki chumy i tulyareмии. Rostov-n/D., 104–112. (in Russian)].
- Дмитриев А.И. 2001. Палеоэкологический анализ костных остатков мелких млекопитающих Прикаспия и генезис природных очагов чумы. Н. Новгород, Нижегородского государственного педагогического университета, 168 с. [Dmitriev A.I. 2001. Paleoeekologicheskij analiz kostnyh ostatkov melkih mlekopitayushchih Prikaspiya i genezis prirodnyh ochagov chumy. N. Novgorod, Nizhegorodskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta, 168 s. (in Russian)].
- Доскач А.Г. 1979. Природное районирование Прикаспийской полупустыни. М., Наука, 141 с. [Doskach A.G. 1979. Prirodnoe rajonirovanie Prikaspijskoj polupustyni. M., Nauka, 141 s. (in Russian)].
- Золотокрылин А.Н., Титкова Т.Б., Черенкова Е.А., Виноградова В.В. 2015. Тренды увлажнения и биофизических параметров засушливых земель европейской части России за период 2000–2014 гг. Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса 12 (2): 155–161. [Zolotokrylin A.N., Titkova T.B., Cherenkova E.A., Vinogradova V.V. 2015. Trends of moisture indexes and biophysical parameters of European Russia drylands for the period of 2000–2014. Sovremennyye Problemy Distantstionnogo Zondirovaniya Zemli iz Kosmosa, 12 (2): 155–161. (in Russian)].
- Игнатьев А.К., Молодцова П.Ф. 1929. Блохи гнезда суслика (*Citellus pygmaeus*) в Черноморском районе Астраханского округа. Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии 8 (2): 158–159. [Ignat'ev A.K., Molodcova P.F. 1929. Blohi gnezda suslika (*Citellus pygmaeus*) v Chernoyarskom rajone Astrahanskogo okruga. Vestnik mikrobiologii, epidemiologii i parazitologii 8 (2): 158–159. (in Russian)].
- Иофф И.Г., Тифлов В.Е. 1954. Определитель афаниптера (Suctoria-Aphaniptera) Юго-Востока СССР. Ставрополь, Ставропольское книжное издательство, 199 с. [Ioff I.G., Tiflov V.E. 1954. Opredelitel' afaniptera (Suctoria-Aphaniptera) Yugo-Vostoka SSSR. Stavropol', Stavropol'skoe knizhnoe izdatel'stvo, 199 s. (in Russian)].
- Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран Ближнего Зарубежья (с 1876 по 2016 год). 2016. Саратов, Амирит, 248 с. [Kadastr epidemicheskikh i epizooticheskikh proyavleniy chumy na territorii Rossijskoj Federacii i stran Blizhnego Zarubezh'ya (s 1876 po 2016 god). 2016. Saratov, Amirit, 248 s. (in Russian)].
- Князева Т.В. 1987. Экология блох – переносчиков чумы в Прикаспийском Северо-Западном природном очаге и их эпидемиологическое значение. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 21 с. [Knyazeva T.V. 1987. Ekologiya bloh-perenoschikov chumy v Prikaspijskom Severo-Zapadnom prirodnom ochage i ih epidemiologicheskoe znachenie. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Saratov, 21 s. (in Russian)].

- Князева Т.В., Величко Л.Н. 1990. К заражающей способности блох *Frontopsylla semura* Wagn. et Ioff, 1926. Эпизоотология и профилактика особо опасных инфекций в антропогенных ландшафтах. Саратов, 95–98. [Knyazeva T.V., Velichko L.N. 1990. K zarzhayushchej sposobnosti bloh *Frontopsylla semura* Wagn. et Ioff, 1926. Epizootologiya i profilaktika osobo opasnyh infekcij v antropogennyh landshaftah. Saratov, 95–98. (in Russian)].
- Колчин Е.А., Бармин А.Н., Крыжановская Г.В., Валов М.В. 2017. Особенности климатических изменений аридной территории Российской Федерации. Геология, география и глобальная энергия 4: 113–122. [Kolchin E.A., Barmin A.N., Kryzhanovskaya G.V., Valov M.V. 2017. Features of climatic changes in the arid territory of the Russian Federation. Geology, Geography and Global Energy 4: 113–122 (in Russian)].
- Котти Б.К. 2014. Видовое разнообразие блох (Siphonaptera) Кавказа. Ставрополь, СКФУ, 132 с. [Kotti B.K. 2014. Vidovoe raznoobrazie bloh (Siphonaptera) Kavkaza. Stavropol', SKFU, 132 s. (in Russian)].
- Котти Б.К. 2018. Каталог блох (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран. 2-е изд. Ставрополь, СКФУ, 128 с. [Kotti B.K. 2018. Katalog bloh (Siphonaptera) fauny Rossii i sopredel'nyh stran. 2-e izd. Stavropol', SKFU, 128 s. (in Russian)].
- Лапина Н.Ф., Лукьянова А.Д. 1965. Длительность жизни блох сусликов в зависимости от температуры и влажности среды. Эпидемиологии и эпизоотологии особо опасных инфекций. М., 263–269. [Lapina N.F., Luk'yanova A.D. 1965. Dlitel'nost' zhizni bloh suslikov v zavisimosti ot temperatury i vlazhnosti sredy. Epidemiologii i epizootologiya osobo opasnyh infekcij. M., 263–269. (in Russian)].
- Лукьянова А.Д., Лапина Н.Ф. 1965. Продолжительность жизни блох *Neopsylla setosa* и *Citellophilus tesquorum* Wagner в естественных условиях. Зоологический журнал 44 (6): 883–887. [Luk'yanova A.D., Lapina N.F. 1965. Prodolzhitel'nost' zhizni bloh *Neopsylla setosa* i *Citellophilus tesquorum* Wagner v estestvennyh usloviyah. Zoologicheskij zhurnal 44 (6): 883–887. (in Russian)].
- Магеррамов Ш.В., Марцоха К.С., Яковлев С.А., Манджиева В.С., Бондарев В.А., Лиджи-Гаряева Г.В., Матросов А.Н., Попов Н.В. 2022. Влияние современного потепления климата на динамику численности малого суслика (*Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1778) (Rodentia, Mammalia) в Ильменно-Придельтовом районе Прикаспийской низменности. Поволжский экологический журнал 1: 17–33. [Magerramov S.V., Martsokha K.S., Yakovlev S.A., Mandzhieva V.S., Bondarev V.A., Lidzhi-Garyeva G.V., Matrosov A.N., Popov N.V. 2022. Modern climate warming impact on the population dynamics of the small ground squirrel (*Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1778) (Rodentia, Mammalia) in the Ilmenno-Prideltovy region of the Caspian lowland. Povolzhskiy Journal of Ecology 1: 17–33. (in Russian)]. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-1-17-33>
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержуцкий Д.Б. 2019. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Паразитология 53 (3): 179–197. [Medvedev S.G., Kotti B.K., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of Fleas (Siphonaptera), Vectors of Plague Pathogens: the Flea *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), a Parasite of Ground Squirrels of the Genus *Spermophilus*. Entomological Review. Parazitologiya 53 (3): 179–197. (in Russian)]. <https://doi.org/10.1134/S0031184719030013>
- Миронов Н.П., Нельзина Е.Н., Климченко И.З., Резинко Д.С., Чернова Н.И., Данилова Г.М., Самарина Г.П., Родионова А.В. 1963. Пространственное распределение блох в норах малого суслика и рационализация методов учета их численности. Зоологический журнал 42 (3): 384–393. [Mironov N.P., Nel'zina E.N., Klimchenko I.Z., Rezinko D.S., Chernova N.I., Danilova G.M., Samarina G.P., Rodionova A.V. 1963. Prostranstvennoe raspredelenie bloh v norah malogo suslika i racionalizaciya metodov ucheta ih chislennosti. Zoologicheskij zhurnal 42 (3): 384–393. (in Russian)].
- Новокрещенова Н.С. 1960. Материалы по экологии блох малого суслика в связи с их эпизоотологическим значением. Труды института «Микроб». Саратов, 4, 444–456. [Novokreshchenova N.S. 1960. Materialy po ekologii bloh malogo suslika v svyazi s ih epizootologicheskim znacheniem. Trudy instituta «Mikrob». Saratov, 4, 444–456. (in Russian)].

- Онищенко Г.Г., Кутырев В.В. 2004. Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. М., Медицина, 192 с. [Onishchenko G.G., Kutyrev V.V. 2004. Prirodnye ochagi chumy Kavkaza, Prikaspiya, Srednej Azii i Sibiri. M., Medicina, 192 s. (in Russian)].
- Павлинов И.Я., Крусков С.В., Варшавский А.А., Борисенко А.В. 2002. Наземные звери России. Справочник определитель. М., КМК, 304 с. [Pavlinov I.Ya., Krusko S.V., Varshavskij A.A., Borisenko A.V. 2002. Nazemnye zveri Rossii. Spravochnik opredelitel'. M., KMK, 304 s. (in Russian)].
- Попов Н.В. 2002. Дискретность – основная пространственно-временная особенность проявлений чумы в очагах сусликового типа. Саратов, Саратовского университета, 192 с. [Popov N.V. 2002. Diskretnost' – osnovnaya prostranstvenno-vremennaya osobennost' proyavlenij chumy v ochagah suslikovogo tipa. Saratov, Saratovskogo universiteta, 192 s. (in Russian)].
- Попов Н.В., Безсмертный В.Е., Удовиков А.И., Кузнецов А.А., Слудский А.А., Матросов А.Н., Князева Т.В., Федоров Ю.М., Попов В.П., Гражданов А.К., Аязбаев Т.З., Яковлев С.А., Караваева Т.Б., Кутырев В.В. 2013. Влияние современного изменения климата на состояние природных очагов чумы России и других стран СНГ. Проблемы особо опасных инфекций 3: 23–28. [Popov N.V., Bezsmertny V.E., Udovikov A.I., Kuznetsov A.A., Sludsky A.A., Matrosov A.N., Knyazeva T.V., Fedorov Yu.M., Popov V.P., Grazhdanov A.K., Ayazbaev T.Z., Yakovlev S.A., Karavaeva T.B., Kutyrev V.V. 2013. Impact of the present-day climate changes on the natural plague foci condition, situated in the territory of the Russian Federation and other CIS Countries. Problems of particularly dangerous infections 3: 23–28. (in Russian)].
- Попов Н.В. 2016. Малый суслик (*Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1778, Rodentia) в Прикаспии и Предкавказье. Саратов, ООО «Амирит», 236 с. [Popov N.V. 2016. Malyj suslik (*Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1778, Rodentia) v Prikaspii i Predkavkaz'e. Saratov, OOO «Amirib», 236 s. (in Russian)].
- Попов Н.В., Удовиков А.И., Ерошенко Г.А., Караваева Т.Б., Яковлев С.А., Поршаков А.М., Зенкевич Е.С., Кутырев В.В. 2016. Влияние колебаний Каспийского моря на эпизоотическую активность Прикаспийского песчаного природного очага чумы. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 1: 12–17. [Popov N.V., Udovikov A.I., Eroshenko G.A., Karavaeva T.B., Yakovlev S.A., Porshakov A.M., Zenkevich E.S., Kutyrev V.V. 2016. Effect of the Caspian Sea level oscillations on the epizootic activity of the Precaspian sandy natural plague focus. Medical Parasitology and Parasitic Diseases 1: 12–17. (in Russian)].
- Флегонтова А.А. 1951. Экспериментальное изучение инфекционного потенциала некоторых видов блох, паразитирующих на сусликах и песчанках. Труды института «Микроб». Саратов, 1, 192–205. [Flegontova A.A. 1951. Eksperimental'noe izuchenie infekcionnogo potentsiala nekotoryh vidov bloh, parazitiruyushchih na suslikah i peschankah. Trudy instituta «Mikrob». Saratov, 1, 192–205. (in Russian)].
- Черенкова Е.А. 2019. Изменения атмосферных осадков на Восточно-Европейской равнине и их связь с долгопериодными колебаниями климата в Северной Атлантике. Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. М., 45 с. [Cherenkova E.A. 2019. Izmeneniya atmosferynyh osadkov na Vostochno-Evropejskoj ravnine i ih svyaz' s dolgoperiodnymi kolebaniyami klimata v Severnoj Atlantike. Aavtoref. dis. ... dokt. geogr. nauk. M., 45 s. (in Russian)].
- Шатас Я.Ф. 1965. Биология некоторых видов блох в связи с их эпизоотологическим значением. Эпидемиологии и эпизоотология особо опасных инфекций. М., 205–227. [Shatas Ya.F. 1965. Biologiya nekotoryh vidov bloh v svyazi s ih epizootologicheskim znacheniem. Epidemiologii i epizootologiya osobo opasnyh infekcij. M., 205–227. (in Russian)].
- Hubbart J.A., Jachowski D.S., Eads D.A. 2011. Seasonal and among-site variation in the occurrence and abundance of fleas on California ground squirrels (*Otospermophilus beecheyi*). Journal of Vector Ecology 36 (1): 117–23. doi: 10.1111/j.1948-7134.2011.00148
- Lang J.D. 1996. Factors affecting the seasonal abundance of ground squirrel and wood rat fleas (Siphonaptera) in San Diego County, California. Journal of Medical Entomology 33 (5): 790–804. doi: 10.1093/jmedent/33.5.790
- Parmenter R.R., Yadav E.P., Parmenter C.A., Ettestad P., Gage K.L. 1999. Incidence of plague associated with increased winter-spring precipitation in New Mexico. The American journal of tropical medicine and hygiene 61 (5): 814–21. doi: 10.4269/ajtmh.1999.61.814

ASSESSMENT OF THE EFFECT OF CONTEMPORARY CLIMATE WARMING
ON THE SMALL GROUND SQUIRREL FLEAS POPULATION DYNAMICS
IN NORTHWESTERN REGION OF CASPIAN DEPRESSION

S. V. Magerramov, K. S. Martsokha, V. S. Mandzhieva, M. G. Smolyankina,
M. P. Grigoriev, A. A. Kuznetsov, N. V. Popov

Keywords: small ground squirrel, amount of flies, global warming, average monthly temperature

SUMMARY

The dominant zonal rodent species in the steppes and semi-deserts of the Caspian Lowland is the small ground squirrel *Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778). Flea species, which are its specific ectoparasites, play a significant role in the occurrence of plague epizootics in this area. The impact of global climate warming on the population dynamics of the fleas of the small ground squirrel in the northern deserts on the territory of the Caspian Lowland is discussed in this article. The literature sources and extensive archival materials were used for the analysis. The Ilmen-Pridelta landscape region (southwest of the Astrakhan Region), which is most fully characterized through the necessary quantitative indicators, was chosen as a model territory. The data of the annual spring-summer registration of indices of the flea abundance in wool and at the entrances of the burrows of the small ground squirrel, as well as his abundance rates (number of specimens per 1 ha), average monthly air temperature values reported by meteorological stations in Astrakhan over the past 70 years were statistically processed. The article reveals the mechanism of the influence of contemporary climate warming on the dynamics of the number of fleas of the small ground squirrel in the territory of the Caspian Lowland over the period of 1950–2021.

УДК 576.895.775:599:598.2(470.6)

БЛОХИ (SIPHONAPTERA) МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРИКАСПИЙСКОГО ПЕСЧАНОГО ПРИРОДНОГО ОЧАГА ЧУМЫ

**© 2023 г. Н. В. Ермолова^а*, Ю. С. Артюшина^а, Е. В. Лазаренко^а,
Д. М. Бамматов^б, М. П. Григорьев^б, Л. И. Климова^с,
Д. Б. Сурхаев^с, А. Х. Халидов^с**

^а ФКУЗ «Ставропольский научно-исследовательский противочумный институт»
Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей
и благополучия человека,
Ставрополь, 355035 Россия

^б ФКУЗ «Астраханская противочумная станция»
Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей
и благополучия человека,
Астрахань, 414057 Россия

^с ФКУЗ «Дагестанская противочумная станция»
Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей
и благополучия человека,
Махачкала, Буденновск, 367010 Россия
*e-mail: natalya_ermolova@inbox.ru

Поступила в редакцию 28.10.2022 г.

После доработки 06.02.2023 г.

Принята к публикации 11.02.2023 г.

Приведены данные о таксоценозах блох – паразитов грызунов, прочих млекопитающих и птиц Ставропольской части Прикаспийского песчаного природного очага чумы (№ 43) за период 1990–2015 г. В результате длительных (более 25 лет) наблюдений удалось выявить более полный, по сравнению с ранее известными данными, состав таксоценозов блох в очаге чумы, приуроченный к отдельным прокормителям. Проведенные исследования доказывают возможность существования сложной паразитарной системы с участием второстепенных (дополнительных) и случайных носителей, а также переносчиков возбудителя чумы, что имеет важное эпизоотологическое значение.

Ключевые слова: Прикаспийский песчаный природный очаг чумы, грызуны и другие млекопитающие, птицы, таксоценоз блох

DOI: 10.31857/S0031184723020047; **EDN:** BABHVX

Прикаспийский песчаный природный очаг чумы (очаг № 43, согласно Кадастру ..., 2016) расположен на слабохолмистой, наклонной в сторону Каспийского моря, равнине, которую относят к провинции полупустынных ландшафтов Предкавказья (Шальнев, Лиховид, 2004). Очаговая зона занимает часть Кумо-Манычской впадины к северу от реки Кумы и западную часть Терско-Кумского междуречья. В Восточном Предкавказье очаг охватывает пять районов Ставропольского края: Курский, Левокумский, Арзгирский, Нефтекумский и Степновский.

В очаге № 43 основными носителями возбудителя чумы являются малые песчанки – полуденная (*Meriones meridianus* (Pallas, 1773)) и тамарисковая (гребенщикова) (*Meriones tamariscinus* (Pallas, 1773)), а дополнительным носителем – малый суслик (*Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1779)). Однако при эпизоотическом обследовании (отловах или сборах трупов), помимо этих носителей возбудителя чумы, отмечаются и другие виды грызунов, а также представители прочих отрядов млекопитающих и птиц (Ашибоков и др., 2021; Слудский, 2014). С прочих животных также собирают блох разных видов, в т.ч. относимых к активным переносчикам возбудителя чумы (Ващенко, 1988; Гончаров и др., 2013).

Ранее нами были описаны таксоценозы блох – паразитов малых песчанок (Ермолова и др., 2020). Таксоценозы – это сообщества организмов одного таксона, обитающие на теле определенного прокормителя или в его жилище (норе или гнезде). В настоящей работе рассмотрены видовой состав и численность различных видов блох, представленных на территории Ставропольской части Прикаспийского песчаного очага чумы на собранных при эпизоотическом обследовании видах млекопитающих и птиц.

Биологию, паразито-хозяйные связи и особенности распространения блох на территории Предкавказья и, следовательно, Ставропольской части очага чумы № 43 изучали многие авторы с конца XVIII – начала XIX века (Котти, Кот, 2014). Среди них такие известные паразитологи, как Ю.Н. Вагнер (1916), И.Г. Иоффе с соавторами (1964), Н.Ф. Дарская с соавторами (1983). В XXI веке работу продолжили П.Н. Коржов с соавторами (2007), Л.А. Кот с соавторами (2011), Б.К. Котти (2016).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа по эпизоотологическому обследованию Ставропольской части Прикаспийского песчаного очага чумы осуществляется Буденновским противочумным отделением ФКУЗ «Дагестанская ПЧС» Роспотребнадзора. Отлов мелких млекопитающих и птиц, в т.ч. носителей возбудителя чумы, осуществляли ежегодно весной и осенью в 1990–2015 годах. Блох очесывали и проводили их видовую идентификацию. Всего было отловлено и осмотрено 68551 экз., относящихся к отряду грызунов, 1182 экз. прочих видов млекопитающих, а также 53 птицы. С них собрано и определено 117404 имаго блох.

РЕЗУЛЬТАТЫ

За рассмотренный нами временной период на территории Ставропольской части Прикаспийского песчаного очага чумы отмечены блохи 16 родов 30 видов.

Наибольшим видовым разнообразием отличаются таксоценозы блох грызунов (табл. 1). При этом больше всего видов блох было собрано с тамарисковой и полуденной песчанок (16 и 14 видов, соответственно), с домово́й (13 видов) и лесной малой (13 видов) мышей, с общественной и обыкновенной полевок (12 и 10 видов блох, соответственно). На малом суслике найдено семь видов блох, с полевой мыши, серой крысы и тарбаганчика собрано по пять видов блох. С мохноногого тушканчика и степной мышовки собрано по четыре вида блох. Минимальное число видов блох было собрано с мыши-малютки (два вида) и с водяной полевки, обыкновенной слепушонки, большого и малого тушканчиков, обыкновенного емуранчика (по одному виду блох). Блохи отсутствовали на ондатре и лесной мышовке. Возможно, малое число собранных видов блох или их отсутствие на определенных видах грызунов стало следствием небольшого числа отловленных зверьков.

Таблица 1. Блохи, собранные с грызунов Ставропольской части Прикаспийского песчаного природного (№ 43) очага чумы, 1990–2015 г

Table 1. Fleas collected from rodents of the Stavropol part of the Caspian sandy natural (№ 43) plague focus, 1990–2015

Виды блох	Всего собрано блох (имаго)	Индекс обилия (имаго)	Индекс доминирования (%)
1. Малая лесная мышь – <i>Apodemus uralensis</i> (Pallas, 1811) (2403 зверька)			
<i>Nosopsyllus consimilis</i> *	836	0.4	50.2
<i>N. mokrzecky</i> *	488	0.2	29.3
<i>N. laeviceps</i> *	8	0.0033	0.48
<i>Ctenophthalmus secundus</i>	247	0.1	14.8
<i>C. proximus</i> Wagner, 1913	45	0.02	2.7
<i>C. wagneri</i>	12	0.005	0.7
<i>C. orientalis</i> (Wagner, 1898)	11	0.0045	0.66
<i>C. acuminatus</i> Ioff et Argyropulo, 1934	10	0.0042	0.6
<i>Mesopsylla hebes</i>	3	0.0012	0.18
<i>Rhadinopsylla ucrainica</i> Wagner et Argyropulo, 1934	2	0.0008	0.12
<i>Stenoponia vlasovi</i> Ioff et Tiflov, 1934	2	0.0008	0.12

Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continuation

Виды блох	Всего собрано блох (имаго)	Индекс обилия (имаго)	Индекс доминирования (%)
<i>Leptopsylla taschenbergi</i>	1	0.00042	0.06
<i>Neopsylla setosa</i> *	1	0.00042	0.06
Всего 13 видов блох	1666	0.69	100
2. Домовая мышь – <i>Mus musculus</i> L., 1758 (16241 зверек)			
<i>N. mokrzecky</i> *	5563	0.34	92.7
<i>Ctenophthalmus secundus</i>	162	0.01	2.7
<i>Nosopsyllus laeviceps</i> *	118	0.007	1.97
<i>N. consimilis</i> *	113	0.0069	1.88
<i>Leptopsylla segnis</i> (Schönherr, 1811)*	28	0.0017	0.47
<i>Mesopsylla tuschkan</i>	6	0.00037	0.1
<i>Ctenophthalmus orientalis</i>	4	0.00025	0.06
<i>C. wagneri</i>	3	0.00018	0.05
<i>Stenoponia ivanovi</i>	3	0.00018	0.05
<i>Amphipsylla rossica</i> Wagner, 1912	1	0.00006	0.02
<i>Ctenophthalmus acuminatus</i>	1	0.00006	0.02
<i>C. proximus</i>	1	0.00006	0.02
<i>Rhadinopsylla ucrainica</i>	1	0,00006	0,02
Всего 13 видов блох	6004	0.37	100
3. Полевая мышь – <i>Apodemus agrarius</i> (Pallas, 1771) (623 зверька)			
<i>Nosopsyllus mokrzecky</i> *	118	0.19	69.8
<i>N. consimilis</i> *	45	0.07	26.6
<i>Ctenophthalmus secundus</i>	3	0.0048	1.8
<i>Nosopsyllus laeviceps</i> *	2	0.0032	1.2
<i>Amphipsylla rossica</i>	1	0.0016	0.6
Всего 5 видов блох	169	0.27	100
4. Мышь-малютка – <i>Micromys minutus</i> (Pallas, 1771) (15 зверьков)			
<i>Nosopsyllus mokrzecky</i> *	2	0.13	66.7
<i>Ceratophyllus garei</i> Rothschild, 1902	1	0.07	33.3
Всего 2 вида блох	3	0.2	100

5. Серая крыса – *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) (101 зверек)

<i>Nosopsyllus consimilis</i> *	25	0.25	62.5
<i>N. laeviceps</i> *	2	0.02	5
<i>N. mokrzecky</i> *	2	0.02	5
<i>Stenoponia ivanovi</i>	6	0.059	15
<i>Ctenophthalmus secundus</i>	5	0.05	12.5
Всего 5 видов блох	40	0.4	100

6. Степная мышовка – *Sicista subtilis* (Pallas, 1773) (30 зверьков)

<i>Ctenophthalmus secundus</i>	2	0.067	40
<i>Pulex irritans</i> *	1	0.033	20
<i>Nosopsyllus mokrzecky</i> *	1	0.033	20
<i>N. consimilis</i> *	1	0.033	20
Всего 4 видов блох	5	0.17	100

7. Лесная мышовка – *Sicista betulina* (Pallas, 1779) (2 зверька, блох – 0)

8. Тамарисковая (гребенщикова) песчанка – *Meriones tamariscinus* (Pallas, 1773) (31790 зверьков)

<i>Nosopsyllus laeviceps</i> *	91463	2.88	89.13
<i>N. mokrzecky</i> *	106	0.003	0.103
<i>N. consimilis</i> *	66	0.002	0.064
<i>Ctenophthalmus secundus</i>	412	0.013	0.4
<i>C. orientalis</i>	4	0.0001	0.004
<i>Stenoponia vlasovi</i>	3	0.00008	0.003
<i>S. ivanovi</i>	4	0.0001	0.004
<i>Rhadinopsylla ucrainica</i>	9	0.0003	0.009
<i>Mesopsylla hebes</i>	3	0.00008	0.003
<i>M. tuschkan</i>	1	0.00003	0.001
<i>Amphipsylla rossica</i>	3	0.00008	0.003
<i>Coptopsylla bairamaliensis</i> Wagner, 1929*	3	0.00008	0.003
<i>Neopsylla setosa</i> *	2	0.00005	0.002
<i>Pulex irritans</i> *	1	0.00003	0.001
<i>Citellophilus tesquorum</i> *	1	0.00003	0.001

Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continuation

Виды блох	Всего собрано блох (имаго)	Индекс обилия (имаго)	Индекс доминирования (%)
<i>Ctenophthalmus spalacis</i> Jordan et Rothschild, 1911	1	0.00003	0.001
Всего 16 видов блох	102616	3.23	
9. Полуценная песчанка – <i>Meriones meridianus</i> (Pallas, 1773) (11904 зверька)			
<i>Nosopsyllus laeviceps</i> *	9350	0.79	97.56
<i>N. mokrzecky</i> *	30	0.0025	0.31
<i>N. consimilis</i> *	30	0.0025	0.31
<i>Citellophilus tesquorum</i> *	1	0.00001	0.01
<i>Ctenophthalmus secundus</i>	107	0.009	1.12
<i>C. golovi</i> Ioff et Tiflov, 1930	1	0.00001	0.01
<i>Neopsylla setosa</i> *	50	0.004	0.52
<i>Stenoponia vlasovi</i>	5	0.0004	0.052
<i>Mesopsylla hebes</i>	4	0.0003	0.041
<i>M. tuschkan</i>	1	0.00001	0.01
<i>Amphipsylla rossica</i>	3	0.00025	0.031
<i>Coptosylla bairamaliensis</i> *	1	0.00001	0.01
<i>Ctenocephalides felis</i>	1	0.00001	0.01
Всего 13 видов блох	9584	0.81	
10. Обыкновенная полёвка – <i>Microtus arvalis</i> (Pallas, 1778) (776 зверьков)			
<i>Nosopsyllus consimilis</i> *	171	0.22	45.48
<i>N. laeviceps</i> *	2	0.003	0.53
<i>N. mokrzecky</i> *	15	0.019	3.99
<i>Amphipsylla rossica</i>	15	0.019	3.99
<i>Rhadinopsylla ucrainica</i>	20	0.026	5.32
<i>Ctenophthalmus secundus</i>	137	0.18	36.44
<i>C. orientalis</i>	2	0.003	0.53
<i>C. proximus</i>	1	0.0013	0.27
<i>C. wagneri</i>	10	0.013	2.66

<i>Stenoponia ivanovi</i>	3	0.004	0.8
Всего 10 видов блох	376	0.49	

11. Общественная полёвка – *Microtus socialis* (Pallas, 1773) (3623 зверьков)

<i>Citellophilus secundus</i>	2766	0.764	62.58
<i>Nosopsyllus consimilis</i> *	970	0.268	21.95
<i>N. mokrzecky</i> *	101	0.028	2.29
<i>N. laeviceps</i> *	39	0.011	0.88
<i>Amphipsylla rossca</i>	108	0.03	2.44
<i>Stenoponia ivanovi</i>	137	0.038	3.1
<i>Rhadinopsylla ucrainica</i>	23	0.006	0.52
<i>Ctenophthalmus orientalis</i>	62	0.017	1.4
<i>C. proximus</i>	6	0.002	0.14
<i>C. wagneri</i>	3	0.0008	0.07
<i>Mesopsylla hebes</i>	3	0.0008	0.07
<i>Neopsylla setosa</i> *	2	0.0006	0.05
Всего 12 видов	4220	1.165	100

12. Водяная полёвка – *Arvicola amphibious* (L., 1758) = *A. terrestris* (8 зверьков)

<i>Nosopsyllus consimilis</i> *	1	0.125	100
---------------------------------	---	-------	-----

13. Обыкновенная слепушонка – *Ellobius talpinus* (Pallas, 1770) (21 зверек)

<i>Nosopsyllus laeviceps</i> *	1	0.048	100
--------------------------------	---	-------	-----

14. Малый суслик – *Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1779) (639 зверьков)

<i>Neopsylla setosa</i> *	1551	2.427	62.29
<i>Citellophilus tesquorum</i> *	712	1.114	28.59
<i>Frontopsylla semura</i>	219	0.343	8.8
<i>Nosopsyllus laeviceps</i> *	4	0.006	0.16
<i>N. consimilis</i> *	1	0.0015	0.04
<i>Cenophthalmus secundus</i>	2	0.003	0.08
<i>Mesopsylla hebes</i>	1	0.0015	0.04
Всего 7 видов блох	2490	3.897	100

15. Тарбаганчик – *Pygeretmus pumilio* (Kerr, 1792) (12 зверьков)

<i>Mesopsylla tuschkan</i>	24	2	48
----------------------------	----	---	----

Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continuation

Виды блох	Всего собрано блох (имаго)	Индекс обилия (имаго)	Индекс доминирования (%)
<i>M. hebes</i>	12	1	24
<i>Ophthalmopsylla volgensis</i> (Wagner et Ioff, 1926)	7	0.583	14
<i>Nosopsyllus mokrzecky</i> *	5	0.417	10
<i>N. consimilis</i> *	2	0.167	4
Всего 5 видов блох	50	4.167	100
16. Обыкновенный емуранчик – <i>Stylodipus telum</i> (Lichtenstein, 1823) (2 зверька)			
<i>Mesopsylla tuschkan</i>	6	3	100
17. Большой тушканчик – <i>Allactaga major</i> (Kerr, 1792) (7 зверьков)			
<i>Mesopsylla hebes</i>	174	24.86	100
18. Малый тушканчик – <i>Allactaga elater</i> (Lichtenstein, 1825) (18 зверьков)			
<i>Nosopsyllus laeviceps</i> *	4	0.222	100
19. Мохноногий тушканчик – <i>Dipus sagitta</i> (Pallas, 1773) (332 зверька)			
<i>Nosopsyllus laeviceps</i> *	11	0.033	3.31
<i>N. mokrzecky</i> *	3	0.009	0.9
<i>Mesopsylla tuschkan</i>	44	0.133	13.25
<i>M. hebes</i>	1	0.003	0.3
Всего 4 видов блох	59	0.178	100
20. Ондатра – <i>Ondatra zibethicus</i> (L., 1766) (4 зверька, блох – 0)			

Примечания. После видового названия хозяина в скобках указано число очесанных особей.

* Виды блох, являющиеся переносчиками возбудителя чумы.

Notes. After the species name of the host, the number of combed specimens is given in parentheses.

* Types of fleas that are carriers of the causative agent of the plague.

Таксоценоз блох насекомоядных Ставропольской части очага представлен небольшим числом видов (табл. 2). Эта группировка блох наиболее богата видами у малой белозубки (семь видов блох) и ушастого ежа (пять видов блох). С кавказской бурозубки собрано всего два вида блох. С хищных собрано: с обыкновенной лисицы и степного хоря по два вида блох.

Таблица 2. Блохи, собранные с прочих млекопитающих Ставропольской части Прикаспийского песчаного природного очага чумы (№ 43), 1990–2015 г.

Table 2. Fleas collected from other mammals of the Stavropol part of the Caspian sandy natural plague focus (N 43), 1990 – 2015

Виды блох	Всего собрано блох (имаго)	Индекс обилия (имаго)	Индекс доминирования (%)
1. Малая белозубка – <i>Crocidura suaveolens</i> (Pallas, 1811) (997 зверьков)			
<i>Nosopsyllus consimilis</i> *	41	0.041	31.54
<i>N. mokrzecky</i> *	28	0.028	21.54
<i>N. laeviceps</i> *	12	0.012	9.23
<i>Ctenophthalmus orientalis</i>	24	0.024	18.46
<i>C. secundus</i>	10	0.01	7.96
<i>Leptopsylla taschenbergi</i>	14	0.014	10.77
<i>Stenoponia.ivanovi</i>	1	0.001	0.77
Всего 7 видов блох	130	0.13	1000
2. Кавказская бурозубка – <i>Sorex satunini</i> Ognev, 1922 (24 зверька)			
<i>Nosopsyllus consimilis</i> *	2	0.083	66.7
<i>N. mokrzecky</i> *	1	0.042	33.3
Всего 2 вида блох	3	0.125	100
3. Белобрюхая белозубка – <i>Crocidura leucodon</i> (Hermann, 1780) (14 зверьков)			
<i>Ctenophthalmus secundus</i>	4	0.286	–
4. Малая бурозубка – <i>Sorex ninutus</i> L., 1766 (3 зверька, блох – 0)			
5. Ушастый еж – <i>Hemiechinus auritus</i> (Gmelin, 1770) (118 зверьков)			
<i>Echidnophaga gallinacea</i> *	103	0.873	85.12
<i>Nosopsyllus laeviceps</i> *	13	0.11	10.74
<i>N. mokrzecky</i> *	2	0.017	1.65
<i>Ctenophthalmus secundus</i>	2	0.017	1.65
<i>Ctenocephalides canis</i> (Curtis, 1826)	1	0.008	0.83
Всего 5 видов блох	121	1.03	100
6. Белогрудый еж – <i>Erinaceus concolor</i> (Martin, 1838) (9 зверьков, блох – 0)			
7. Заяц-русак – <i>Lepus europaeus</i> Pallas, 1778 (2 зверька, блох – 0)			
8. Степной хорь – <i>Mustela eversmanii</i> Lesson., 1827 (3 зверька)			
<i>Pulex irritans</i> *	48	16	88.89

Таблица 2. Продолжение
Table 2. Continuation

Виды блох	Всего собрано блох (имаго)	Индекс обилия (имаго)	Индекс доминирования (%)
<i>Mesopsylla hebes</i>	6	2	11.11
Всего 2 вида блох	54	18	100
9. Обыкновенная лисица – <i>Vulpes vulpes</i> (L., 1758) (9 зверьков)			
<i>Pulex irritans</i> *	98	10.89	92.45
<i>Chaetopsylla globiceps</i> (Taschenberg, 1880)	8	0.89	7.55
Всего 2 вида блох	106	11.78	100
10. Хорь перевязка – <i>Vormella peregusna</i> (Gueldenstaedt, 1770) (2 зверька, блох – 0)			
11. Волк – <i>Canis lupus</i> L., 1758 (1 особь, блох – 0)			

Примечания. После видового названия хозяина в скобках указано число очесанных особей.

* Виды блох, являющиеся переносчиками возбудителя чумы.

Notes. After the species name of the host, the number of combed specimens is given in parentheses.

* Types of fleas that are carriers of the causative agent of the plague.

Было отловлено 53 птицы 21 вида (список 1). Однако блохи в небольшом количестве собраны только с каменки-плясуньи (*Oenanthe isabellina* (Temminck, 1829)). В период гнездования эти птицы устраивают гнездо и выводят птенцов в норах грызунов, в частности сусликов. С птиц этого вида собраны специфические для птиц-норников *Frontopsylla frontalis* (Rothschild, 1909), а также блохи сусликов *N. setosa* (Wagner, 1898), являющиеся переносчиками возбудителя чумы.

Помимо основных носителей (малых песчанок), в очаге № 43 известен ряд других видов млекопитающих, из которых были выделены антитела к Fr I возбудителя чумы. Это, в частности, домовая мышь, серая крыса, общественная полевка, малый суслик, обыкновенный емуранчик, большой тушканчик, малый тушканчик, ондатра, малая белозубка и каменка-плясунья. От мыши-малютки, кавказской бурозубки, степного хоря, обыкновенной лисицы, перевязки, отловленных на территории Ставропольской части 43 очага и не являющихся основными носителями возбудителя чумы, ранее также были выделены антитела к возбудителю этой инфекции, но в других очагах чумы. Обитающие на них блохи могут быть вовлечены в эпизоотический процесс в очаге.

Список 1. Блохи, собранные с птиц на территории Ставропольской части Прикаспийского песчаного природного очага чумы (№ 43), 1990–2015 г.

List 1. Fleas collected from other mammals of the Stavropol part of the Caspian sandy natural plague focus (43), 1990–2015

1. Каменка-плясунья – *O. isabellina* (Temminck, 1829)
(13 птиц, блох – 7, из них *Frontopsylla frontalis* – 5 экз, *Neopsylla setosa** – 2 экз.
2. Варакушка – *Luscinia svecica* (L., 1758) (1 птица, блох – 0)
3. Домовый воробей – *Passer domesticus* (L., 1758) (14 птицы, блох – 0)
4. Черногрудый воробей – *Passer hispaniolensis* (Temminck, 1820) (1 птица, блох – 0)
4. Обыкновенная горихвостка – *Phoenicurus phoenicurus* (L., 1758) (2 птицы, блох – 0)
5. Грач – *Corvus frugilegus* (L., 1758) (3 птицы, блох – 0)
6. Полевой жаворонок – *Alauda arvensis* (L., 1758) (2 птицы, блох – 0)
7. Хохлатый жаворонок – *Galerida cristata* (L., 1758) (3 птицы, блох – 0)
8. Обыкновенная каменка – *Oenanthe oenanthe* (L., 1758) (2 птицы, блох – 0)
10. Камышовка – *Acrocephalus* J. A. Naumann et J. F. Naumann, 1811 (1 птица, блох – 0)
11. Малиновка – *Erithacus rubecula* (L., 1758) (3 птицы, блох – 0)
12. Черноголовая овсянка – *Emberiza melanocephala* (Scopoli, 1769) (1 птица, блох – 0)
13. Степной орел – *Aquila nipalensis* (Hodgson, 1833) (1 птица, блох – 0)
14. Большая синица – *Parus major* L., 1758 (1 птица, блох – 0)
15. Усатая синица – *Panurus biarmicus* (L., 1758) (1 птица, блох – 0)
16. Ушастая сова – *Asio otus* (L., 1758) (1 птица, блох – 0)
17. Обыкновенный соловей – *Luscinia luscinia* (L., 1758) (3 птицы, блох – 0)
18. Южный соловей – *Luscinia megarhynchos* (Brehm, 1831) (3 птицы, блох – 0)
19. Обыкновенная сорока – *Pica pica* (L., 1758) (2 птицы, блох – 0)
20. Серый сорокопут – *Lanius excubitor* (L., 1758) (2 птицы, блох – 0)
21. Черноголовый чекан – *Saxicola rubicola* (L., 1766) (1 птица, блох – 0)

Примечания. После видового названия хозяина в скобках указаны число очесанных особей и наличие собранных блох.

* Виды блох, являющиеся переносчиками возбудителя чумы.

Notes. After the species name of the host, the number of combed specimens and the presence of collected fleas is given in parentheses.

*Types of fleas that are carriers of the causative agent of the plague.

Наиболее богатое видовое разнообразие блох на территории Ставропольской части Прикаспийского песчаного природного (№ 43) очага чумы отмечено у животных отряда грызунов: у тамарисковой и полуденной песчанок, домовый и малой лесной мышей, общественной и обыкновенной полевых. Минимальное число видов блох было собрано с мыши-малютки, водяной полевки, обыкновенной слепушонки, большого и малого тушканчиков, обыкновенного емуранчика. Таксоценоз блох насекомых Ставropolьской части очага наиболее богат видами у малой белозубки, ушастого ежа. С представителей отряда хищных (обыкновенной лисицы и степного хоря) собрано по два вида блох. У норных птиц (каменка-плясунья) собраны *Frontopsylla frontalis* и *Neopsylla setosa*.

Паразит основных носителей возбудителя чумы в 43 очаге песчанок тамарисковой (гребенщиковой) и полуденной – *Nosopsyllus laeviceps* (Wagner, 1909) – является доминантом в таксоценозах блох этих малых песчанок. У грызунов семейства мышинных – домовый, малой лесной, полевой мышей, мыши-малютки – доминантами в таксоценозе блох являются *N. mokrzecky* (Wagner, 1916) и *N. consimilis*, у серой крысы – эти же виды и *Senoponia ivanovi* Ioff et Tiflov, 1934. В таксоценозах блох общественной и обыкновенной полевых доминируют *Ctenophthalmus secundus* Wagner, 1916 и *Nosopsyllus consimilis*. С грызунов семейства тушканчиковых (большой, малый, мохноногий тушканчики, емуранчик, тарбаганчик) в большом количестве (в сравнении с другими видами блох этих грызунов) собраны *Mesopsylla tuschkan* Wagner et Ioff, 1926 и *M. hebes* Jordan et Rothschild, 1915. С малого суслика собраны характерные для него *Neopsylla setosa* и *Citellophilus tesquorum*. У млекопитающих семейства землеройковых в таксоценозах доминируют блохи *Nosopsyllus consimilis* и *N. mokrzecky*, семейства ежовых – *Echidnophaga gallinacea* (Westwood, 1875), отряда хищных – *Pulex irritans*. В целом, на территории Ставропольской части Прикаспийского песчаного природного очага чумы доминирует *Nosopsyllus laeviceps* (основной переносчик возбудителя чумы в очаге). Субдоминантами являются *N. mokrzecky*, *Ctenophthalmus secundus*, *Neopsylla setosa* и *Nosopsyllus consimilis*. Блохи других видов на данной территории собраны в небольшом количестве.

Наибольшее значение в трансмиссии возбудителя чумы имеют блохи видов *N. laeviceps*, *N. mokrzecky*, *N. consimilis*, *Citellophilus tesquorum* и *Neopsylla setosa*. Преимущественно все эти виды являются доминантами и субдоминантами на территории Ставропольской части Прикаспийского песчаного очага чумы, что может привести к эпизоотической и эпидемической напряженности. Блоха *Pulex irritans* L., 1758, прирученная к человеку и его жилищу, также имеет эпидемическое значение.

В результате длительных (более 25 лет) наблюдений удалось выявить более полный состав таксоценозов блох в очаге чумы, прирученный к отдельным прокорми-

телям. Проведенные исследования доказывают возможность существования сложной паразитарной системы с участием не только основных, но и второстепенных (дополнительных) и случайных носителей и переносчиков возбудителя чумы Ставропольской части Прикаспийского песчаного очага чумы, что может иметь важное эпизоотологическое значение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ашибокров У.М., Коржов П.Н., Ветошкин А.А., Сурхаев Д.Б., Халидов А.Х., Григорьев М.П. 2021. Таксономический состав носителей и переносчиков микроба чумы в пределах Ставропольской части Прикаспийского песчаного природного очага чумы: современное состояние. Наука. Инновации. Технологии. Ставрополь, 2: 59–72. [Ashibokov U.M., Korzhov P.N., Vetoshkin A.A., Surkhaev D.B., Khalidov A.X., Grigoriev M.P. 2021. Taxonomic composition of carriers and carriers of the plague microbe within the Stavropol part of the Caspian sandy natural plague focus: current state. Nauka. Innovation. Technologies. Stavropol, 2: 59–72. (in Russian)].
- Вагнер Ю.Н. 1916. К познанию фауны Кавказских Suctoria. Известия Кавказского музея. Тифлис, 10 (1): 54–64. [Wagner Yu.N. 1916. To the knowledge of the fauna of the Caucasian Suctoria. Proceedings of the Caucasian Museum. Tiflis, 10 (1): 54–64. (in Russian)].
- Вашенков В.С. 1988. Блохи – переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л., Наука, 163 с. [Vashchenok V.S. 1988. Fleas-carriers of pathogens of human and animal diseases. L., Nauka, 163 pp. (in Russian)].
- Гончаров А.И., Тохов Ю.М., Плотникова Е.П., Артюшина Ю.С. 2013. Список видов и подвидов блох, обнаруженных зараженными возбудителем чумы в естественных условиях. Ставрополь, РИО ИДНК, 34 с. [Goncharov A.I., Tohov Yu. M., Plotnikova E.P., Artyushina Yu. S. 2013. Spisok vidov i podvidov bloh, obnaruzhennyh zarazhennymi vzbuditelem chumy v estestvennyh usloviyah. Stavropol', RIO IDNK, 34 pp. (in Russian)].
- Дарская Н.Ф., Брюханова Л.В., Косминский Р.Б. и др. 1983. О методах изучения возрастного состава имаго для выявления годового цикла блох на примере *Ctenophthalmus wagneri wagneri* Тифлов, 1932 в условиях Ставропольской возвышенности. Профилактика природно-очаговых инфекций. Ставрополь, 232–234. [Darskaya N.F., Bryukhanova L.V., Kosminsky R.B., et al. 1983. On the methods of studying the age composition of adults to identify the annual cycle of fleas on the example of *Ctenophthalmus wagneri wagneri* Tiflov, 1932 in the conditions of the Stavropol Upland. Prevention of natural focal infections. Stavropol, 232–234. (in Russian)].
- Ермолова Н.В., Артюшина Ю.С., Лазаренко Е.В., Григорьев М.П., Климова Л.И., Коржов П.Н., Сурхаев Д.Б., Халидов А.Х., Бамматов Д.М. 2020. Таксоценозы блох основных носителей чумы на территории южной части Прикаспийского песчаного природного очага чумы. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 3: 39–45. [Ermolova N.V., Artyushina Yu.S., Lazarenko E.V., Grigoriev M.P., Klimova L.I., Korzhov P.N., Surkhaev D.B., Khalidov A.Kh., Bammатов D.M. 2020. Taxocenoses of fleas of the main plague carriers on the territory of the southern part of the Caspian sandy natural plague focus. Medical parasitology and parasitic diseases 3: 39–45. (In Russian)].
- Иофф И.Г., Тифлов В.Е., Федина О.А. 1964. Список видов блох (Suctoria) Ставропольского края. Эктопаразиты. М., МГУ, 24–30. [Ioff I.G., Tiflov V.E., Fedina O.A. 1964. List of flea species (Suctoria) of the Stavropol Territory. Ectoparasites. M., Publishing House of Moscow State University, 24–30. (in Russian)].
- Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран Ближнего Зарубежья (с 1876 по 2016 год). 2016. Саратов, Амирит, 248 с. [Kadastr epidemicheskikh i epizooticheskikh proyavlenij chumy na territorii Rossijskoj Federacii i stran Blizhnego Zarubezh'ya (s 1876 po 2016 god). 2016. Saratov, Amirit, 248 pp. (in Russian)].

- Коржов П.Н., Сурхаев Д.Б., Мезенцев В.М., Грижебовский Г.М. 2007. Блохи как один из современных факторов эпидемического потенциала на территории природных очагов чумы Восточного Ставрополья. Современные аспекты эпидемиологического надзора за особо опасными инфекционными заболеваниями на Юге России. Материалы науч.-практ. Конференции 21-22 марта 2007 г. Ставрополь, 194–197. [Korzhov P.N., Surkhaev D.B., Mezentsev V.M., Grizhebovsky G.M. 2007. Fleas as one of the modern factors of epidemic potential on the territory of natural plague focus in the Eastern Stavropol Territory. Modern aspects of epidemiological surveillance of especially dangerous infectious diseases in the South of Russia. Materialsscientific and practical Conferences March 21-22, 2007. Stavropol, 194–197. (in Russian)].
- Кот Л.А., Коржов П.Н., Горелкина Л.С., Котти Б.К. 2011. Блохи (Siphonaptera) Терско-Кумского междуречья. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 1: 45–49. [Kot L.A., Korzhov P.N., Gorelkina L.S., Kotti B.K. 2011. Fleas (Siphonaptera) Tersko-Kuma interfluve. Medical parasitology and parasitic diseases 1: 45–49. (in Russian)].
- Котти Б.К. 2016. Блохи (Siphonaptera) млекопитающих и птиц в Предкавказье. Паразитология 50 (6): 460–470. [Kotti B.K. 2016. Fleas (Siphonaptera) of mammals and birds in Ciscaucasia. Parasitology 50 (6): 460–470. (in Russian)].
- Котти Б.К., Кот Л.А. 2014. Обзор изучения блох (Siphonaptera) млекопитающих и птиц в Предкавказье. Наука. Инновация. Технологии. Ставрополь, 4: 191–198. [Kotti B.K., Kot L.A. 2014. Review of the study of fleas (Siphonaptera) of mammals and birds in the Ciscaucasia. «Science. Innovation. Technologies» Stavropol, 4: 191–198. (in Russian)].
- Слудский А.А. 2014. Список позвоночных животных мировой фауны – носителей возбудителя чумы. Проблемы особо опасных инфекций 3: 42–51. [Sludsky A.A. 2014. List of World Fauna Vertebrate Animals – Carriers of Plague Agent. Problems of Particularly Dangerous Infections 3: 42–51. (in Russian)].
- Шальнев В.А., Лиховид А.А. (ред.) 2004. Ландшафты Северного Кавказа. Эволюция и современность. Ставрополь, Ставропольский Государственный университет, 264 с. [Shalnev V.A., Likhovid A.A. (ed.) 2004. Landscapes of the North Caucasus. Evolution and modernity. Stavropol, Stavropol State University, 264 pp. (in Russian)].

FLEAS (SIPHONAPTERA) OF MAMMALS AND BIRDS OF THE SOUTHERN PART OF THE CASPIAN SANDY NATURAL PLAGUE FOCUS

N. V. Ermolova, Y. S. Artyushina, E. V. Lazarenko, D. M. Bammatov,
M. P. Grigoriev, L. I. Klimova, D. B. Surkhaev, A. H. Halidov

Keywords: Caspian sandy natural focus of plague, rodents and other mammals, birds, taxocenosis of fleas

SUMMARY

The data on the taxocenoses of fleas of rodents, other mammals and birds of the Stavropol part of the Caspian sandy natural plague focus (43) for the period 1990–2015 are presented. As a result of long-term (more than 25 years) observations, it was possible to identify a more complete composition of flea taxocenoses in the plague focus, confined to individual feeders. The conducted studies prove the possibility of the existence of a complex parasitic system with the participation of secondary (additional) and accidental vectors and carriers of the causative agent of the plague, which may have important epizootological significance.

УДК 595.775:616.98-036.21(479.2)

БЛОХИ (SIPHONAPTERA) ГРЫЗУНОВ В ЗАКАВКАЗСКОМ ВЫСОКОГОРНОМ ПРИРОДНОМ ОЧАГЕ ЧУМЫ

© 2023 г. Б. К. Котти*

ГАОУ ВО «Северо-Кавказский федеральный университет»,
ул. Пушкина, 1, Ставрополь, 355009 Россия
ФКУЗ «Ставропольский противочумный институт» Роспотребнадзора,
ул. Советская, 13, Ставрополь, 355035 Россия
*e-mail: boris_kotti@mail.ru

Поступила в редакцию 21.12.2022 г.

После доработки 02.02.2023 г.

Принята к публикации 05.02.2023 г.

Закавказский высокогорный полевочий природный очаг чумы расположен в пределах Джавахетского-Армянского (Джавахетского и Армянского) нагорья и Малого Кавказа. В этом регионе грызуны являются хозяевами для блох 42 видов из 21 рода. Третья часть видов блох моноксенные, остальные – олигоксенные или плеюксенные паразиты. На территории очага для предгорий и среднегорий характерен паразит полевков – блоха *Nosopsyllus consimilis*, для пояса высокогорий – такие паразиты полевков, как блохи *Amalaraeus dissimilis daghestanicus*, *Callopsylla c. caspia*, *C. s. saxatilis*, *Paradoxopsyllus h. hesperius*, *Frontopsylla c. caucasica*, *Amphipsylla kuznetzovi*, *Rhadinopsylla caucasica* и *Paraneopsylla dampfi*.

По всей территории очага представлены блохи 24 видов. Другие приурочены или к Армянскому (*Citellophilus transcausicus*, *Oropsylla idahoensis ilovaiskii*, *Neopsylla setosa spinea*, *Ctenophthalmus iranensis*, *C. shovi* и *C. secundus*, или Джавахетскому (*Amphipsylla georgica*) нагорьям, а также к Малому Кавказу (*C. wladimiri*). На территории Закавказского очага теплый период года – самое благоприятное время для трансмиссии чумы, поскольку для блох – паразитов обыкновенной полевки – в этот период характерна высокая активность питания и размножения. Среди них наиболее активным переносчиком возбудителя чумы является *Callopsylla c. caspia*.

Ключевые слова: блохи, грызуны, обыкновенная полевка, специфичность, распространение, природный очаг чумы, Малый Кавказ, Джавахетско-Армянское нагорье

DOI: 10.31857/S0031184723020059; EDN: BASBSH

На широкие возможности трансмиссии патогенного микроба указывает значительное разнообразие видов блох, от которых в природе был выделен возбудитель чумы (Медведев и др., 2019, 2020). В настоящем сообщении обобщены материалы многолетних исследований фауны и эпизоотического значения блох-паразитов грызунов Закавказского высокогорного природного очага чумы. Данная статья – очередная в серии публикаций, посвященных особенностям распространения и паразито-хозяйинных связей блох фауны Кавказа и юга России. Ранее были рассмотрены виды блох, обитающие на северном и южном склонах Восточного Кавказа (Котти, Артюшина, 2020), на территории Восточно-Кавказского высокогорного природного очага чумы (Котти и др., 2021) и юга европейской части России (Котти, Стахеев, 2022).

Природные очаги чумы полевого типа функционируют на Кавказе и в Центральной Азии (Природные ..., 2004; Кадастр ..., 2016). Так, полевки рода *Microtus* являются основными носителями возбудителя чумы в таких высокогорных очагах Кавказа и Центральной Азии, как Закавказский, Восточно-Кавказский, Гиссарский и Джунгарский (последний очаг смешанного типа).

Первоначально на территории Армянского нагорья и Малого Кавказа было известно только 10 видов блох-паразитов грызунов (Ioff, Argypopulo, 1934; Аргиропуло, 1935). Спустя 20 лет этот список увеличился до 25 видов (Савенко, 1950; Иофф, Иванова, 1953; Исаева, 1956). В 1958 г. в высокогорьях Закавказья был обнаружен природный очаг чумы. Это обусловило интенсивное изучение фауны носителей и переносчиков возбудителя в 1960-х и 1970-х годах. Результаты исследований были представлены в большом количестве публикаций (Мартиросян, Дарская, 1964; Косминский, Аветисян, 1966; Талыбов, 1966; Аветисян, 1969; Исаева, 1970, 1983; Лабунец, Аветисян, 1970; Цихистави, 1972; Аветисян, Езекелян, 1975а, б; Тифлов и др., 1977). В последнее время был также опубликован ряд важных данных и обобщений (Дятлов и др., 2001; Даниелян и др., 2016; Ермолова и др., 2018; Лазаренко и др., 2021).

Основу настоящей работы составляют материалы публикаций, перечисленных выше во введении. Автор участвовал в сборе полевых данных в 1982–1983 г. в субальпийском и альпийском высотных поясах Джавахетского нагорья (Богдановский, Ахалкалакский, Дманисский и Аспиндзский районы Грузии) на высоте 1700–2500 м над ур. м. В 2017 г. были совершены поездки в Ширакскую (Гюмри) и Сюникскую (Сисиан) области Армении.

Ряд сведений о фауне блох был получен при работе с коллекционными фондами и архивными материалами Ставропольского научно-исследовательского противочумного института, что позволяет уточнить данные о видовом разнообразии блох, а также о приуроченности к хозяевам, их норам и гнездам. Сведения о грызунах приведены

в соответствии с публикациями (Шидловский, 1976; Эйгелис, 1980; Ахвердян и др., 1992; Павлинов и др., 1995; Павлинов, Россолимо, 1998; Сижажева, 2012).

По степени специфичности паразитов в выборе хозяина выделяют блох, паразитирующих на хозяевах одного вида (моноксенные, или ультраспецифичные паразиты) и хозяевах нескольких видов из одного рода (олигоксенные паразиты). Кроме того, среди видов блох представлены плеюксенные паразиты, имеющие основных (истинных) хозяев из нескольких родов одного семейства, а также поликсенные виды, главные хозяева которых принадлежат к разным семействам и даже отрядам (Балашов, 2009).

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ И ПРИРОДНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОЧАГА

Закавказский высокогорный природный очаг чумы общей площадью около 25 тыс. км² занимает часть территорий нескольких государств – Азербайджана, Армении и Грузии. Его границы определяются распространением обыкновенной полевки в горах. Он охватывает значительную часть (20%) Малого Кавказа и Джавахетско-Армянского нагорья, включая расположенные в направлении с северо-запада на юго-восток Джавахетский, Сомхетский, Арегунийский, Севанский, Шахдагский, Мровдагский, Карабахский хребты и Карабахское нагорье, с юго-запада и юга – предгорья Ширакской равнины, Арагатскую котловину, а также Зангезурский хребет. Очаг подразделяют на Гюмрийский и Джавахетско-Ахалкалакский (числовой шифр 04), Присеванский (05) и Зангезуро-Карабахский (06) мезоочаги (Дятлов и др., 2001; Кадастр ..., 2016).

Наиболее часто возбудитель чумы (54% от всех штаммов) выделяют из блох *Ctenophthalmus wladimiri* Isayeva-Gurvich, 1948. На долю *Callopsylla c. caspia* (Ioff et Argyropulo, 1934) и *Ctenophthalmus teres* Ioff et Argyropulo, 1934 приходится по 17% штаммов, *Amphipsylla rossica* Wagner, 1912 – 7%. Кроме того, среди переносчиков чумы отмечены блохи *Frontopsylla c. caucasica* Ioff et Argyropulo, 1934, *Ctenophthalmus golovi elegans* Argyropulo, 1938, *Neopsylla pleskei caucasica* Goncharov et Sadekova, 1966, *Rhadinopsylla caucasica* Argyropulo, 1946 и *Stenoponia ivanovi* Ioff et Tiflov, 1934 (Кадастр ..., 2016), а также *C. b. bogatschevi* Wagner et Argyropulo, 1934 (Лазаренко и др., 2021). Таким образом, Закавказский высокогорный очаг является поливекторным (Котти, Жильцова, 2019). При этом период наибольшего роста эпизоотических проявлений совпадает с периодом наиболее высокой гонотрофической активности блох (Косминский, 1970).

СПЕЦИФИЧНОСТЬ СВЯЗЕЙ БЛОХ С ХОЗЯИНОМ

Богатство фауны блох и их хозяев на территории Закавказского высокогорного природного очага чумы обуславливается разнообразными природными условиями горных степей, луго-степей, субальпийских и альпийских лугов. Сведения об исследованных видах грызунов представлены в табл. 1.

Таблица 1. Распределение видов грызунов, обследованных на наличие блох, на территории Закавказского высокогорного природного очага чумы

Table 1. Distribution of rodent species investigated on flea availability in the territory of the Transcaucasian highland natural plague focus

Виды грызунов	Территория	Биотоп	Высотный пояс, м над ур. моря
Малоазийский суслик – <i>Spermophilus xanthoprymnus</i> (Bennett)	Армянское нагорье	Горная степь и лугостепь	1250–2200
Персидская белка – <i>Sciurus anomalus</i> (Gmelin)	Армянское нагорье	Лес, сады	700–1700
Лесная соня – <i>Dryomys nitedula</i> (Pallas)	Армянское нагорье	Лес, сады	600–1930
Полчок – <i>Glis glis</i> (L.)	Армянское нагорье	Лес, сады	700–1700
Слепыш Неринга – <i>Nannospalax nehringi</i> (Satunin)	Джавахетское и Армянское нагорье	Горная степь и лугостепь	1400– 439
Обыкновенная полевка – <i>Microtus arvalis</i> (Pallas)	Джавахетское и Армянское нагорье, Малый Кавказ	Горная степь и лугостепь	800– 200
Кустарниковая полевка – <i>Microtus majori</i> Thomas	Джавахетское и Армянское нагорье, Малый Кавказ	Лес, горная степь и лугостепь	700–2300
Дагестанская полевка – <i>M. daghestanicus</i> Shidlovsky	Джавахетское и Армянское нагорье, Малый Кавказ	Луга, субальп. и альп. участки	1200–3000
Общественная полевка – <i>M. socialis</i> (Pallas)	Предгорья Малого Кавказа	Горная степь и лугостепь	600–1400
Водяная полевка – <i>Arvicola amphibius</i> (L.)	Джавахетское и Армянское нагорье, Малый Кавказ	Водоемы и заболоченные участки	700–3200
Снеговая полевка – <i>Chionomys nivalis</i> (Martins)	Джавахетское и Армянское нагорье, Малый Кавказ	Скалы и осыпи	700–3800
Закавказский хомяк – <i>Mesocricetus brandti</i> (Nehring)	Джавахетское и Армянское нагорье, Малый Кавказ	Горная степь и лугостепь	1200–3000
Серый хомячок – <i>Cricetulus migratorius</i> (Pallas)	Армянское нагорье и Малый Кавказ	Населенные пункты	600–2300

Домовая мышь – <i>Mus musculus</i> L.	Джавахетское и Армянское нагорье, Малый Кавказ	Горная степь и лугостепь, жилища человека	600–2400
Степная (желтобрюхая) мышь – <i>Sylvaeus witherbyi</i> (Thomas)	Джавахетское и Армянское нагорье, Малый Кавказ	Горная степь и лугостепь, лес	600–3200

На древесных грызунах из семейств соневых (лесная соня и полчок) и беличьих (персидская белка) паразитирует блоха *Ceratophyllus s. sciurorum* (Schränk, 1803). Специфическим паразитом лесной сони и полчка является *Myoxopsylla jordani* Ioff et Argyropulo, 1934.

Малоазиатский суслик является основным хозяином для трех видов блох из двух семейств – *Citellophilus transcausicus* (Ioff et Argyropulo, 1934) и *Oropsylla idahoensis ilovaickii* (Wagner et Ioff, 1926) из семейства Ceratophyllidae, а также *Neopsylla setosa spinea* Rothschild, 1915 из семейства Hystrihopsyllidae. На слепыше Неринга обитает специфический паразит – *Ctenophthalmus fissurus* Wagner, 1928.

Наиболее разнообразен видовой состав блох, постоянно паразитирующих на хомяковых (табл. 2 и 3). Он представлен 32 видами, из которых 15 – моноксенные паразиты. В частности, на обыкновенной полевке, которая наиболее широко распространена на территории Закавказского очага, обнаружено 43 вида блох (Дятлов и др., 2001). Однако основным хозяином она служит только для 17 видов, и среди них только 4 вида (*Amalareus dissimilis* Labunets, 1982, *Megabothris turbidus* (Rothschild, 1909), *Ctenophthalmus wladimiri* и *C. k. kirschenblatti* Argyropulo, 1936) являются ее моноксенными паразитами.

Блохи *Nosopsyllus consimilis* (Wagner, 1898), *Frontopsylla c. caucasica*, *Amphipsylla rossica*, *Ctenophthalmus golovi elegans*, *C. b. bogatschevi* и *C. teres* паразитируют как на полевочьих, так и на хомячьих.

Для полевочьих специфичны 19 видов блох из 12 родов трех семейств. Водяная полевка служит хозяином, по крайней мере, для четырех видов, однако наиболее часто на ней отмечается только *Megabothris walkeri* (Rothschild, 1902). Общественная полевка служит прокормителем для *C. secundus asiaticus* Argyropulo, 1935 и *Nosopsyllus consimilis*, а снеговая полевка – для девяти видов блох.

Представители подсемейства хомячьих служат основными хозяевами для ряда блох. На сером хомячке имеются два вида специфичных паразитов. Однако на нем отмечается также большое число видов, характерных для обитающих на этой же территории других грызунов. Это, в частности, блохи *Callosylla saxatilis* (Ioff et Argyropulo,

1934), *C. caspia*, *Nososyllus consimilis* и *Ctenophthalmus wladimiri*. Закавказский хомяк – основной хозяин для блох 10 видов; из них видоспецифичны для него только *C. iranum* Argyropulo, 1935, *C. rettigi smiti* Klein, 1963, *C. acuminatus* Ioff et Argyropulo, 1934 и *Neopsylla pleskei armeniaca* Ioff et Argyropulo, 1934.

Мышиным также присущ свой круг видов блох. Так, к степной мыши, обитающей в открытых биотопах, приурочены три вида. Это *Ctenophthalmus proximus* Wagner, 1903, *Leptopsylla t. taschenbergi* (Wagner, 1898) и *Nososyllus mokrzecky* (Wagner, 1916). Последние два вида паразитируют также на домовых мыши, имеющей, кроме того, монозоидного паразита – *L. segnis* (Schönherr, 1811). Эта блоха встречается в Закавказье, как и по всему свету, преимущественно в жилище человека.. Вероятно, именно с домовыми мышью связан еще один вид блох, *Leptopsylla sexdentata* (Wagner, 1930).

Таблица 2. Специфические и основные хозяева блох сем. хомяковые (Cricetidae) на территории Закавказского высокогорного природного очага

Table 2. Specific and normal hosts of cricetid rodents (Cricetidae) in the territory of the Transcaucasian highland natural plague focus

Вид хозяина	Виды блох
Водяная полевка	<i>Amphipsylla rossica</i>
	<i>Megabothris walkeri</i>
Снеговая полевка	<i>Amphipsylla georgica</i>
	<i>A. kuznetzovi caucasica</i>
	<i>A. rossica</i>
	<i>Paradoxopsyllus h. hesperius</i>
	<i>Leptopsylla nana</i>
	<i>Peromyscopsylla b. bidentata</i>
	<i>Callopsylla c. caspia</i>
	<i>C. s. saxatilis</i>
	<i>Paraneopsylla dampfi</i>
	<i>Amphipsylla s. schelkovnikovi</i>
Серый хомячок	<i>Wagnerina schelkovnikovi</i>
	<i>Amphipsylla georgica</i>
Закавказский хомяк	<i>Frontopsylla c. caucasica</i>
	<i>Nososyllus consimilis</i>
	<i>Ctenophthalmus b. bogatschevi</i>
	<i>C. i. iranum</i>
	<i>C. acuminatus</i>

Кустарниковая полевка

C. rettigi smiti
C. teres
Neopsylla pleskei caucasca
Amphipsylla rossica
Megabothris walkeri
Nosopsyllus consimilis
Ctenophthamus golovi elegans
C. i. iran

Общественная полевка

C. shovi
Hystrichopsylla satunini
H. talpae orientalis
Atyphloceras nuperum palinum
Rhadinopsylla caucasica
Stenoponia ivanovi
Ctenophthamus secundus asiaticus

Обыкновенная полевка

Nosopsyllus consimilis
Amalaraeus dissimilis daghestanicus
Amphipsylla georgica
A. rossica
Callopsylla c. caspia
Megabothris turbidus
Nosopsyllus consimilis
Peromyscopsylla b. bidentata
Frontopsylla c. caucasica
Ctenophthamus b. bogatschevi
C. golovi elegans
C. k. kirschenblatti
C. shovi
C. teres
C. wladimiri
Hystrichopsylla satunini
H. talpae orientalis
Rhadinopsylla caucasica
Stenoponia ivanovi

Таблица 3. Распределение видов блох по видам сем. хомяковые (Cricetidae) на территории Закавказского высокогорного очага чумы

Table 3. Distribution of flea species by the cricetid rodents (Cricetidae) in the Transcaucasian highland natural plague focus

Виды блох	Виды хозяев
<i>Amalaraeus dissimilis daghestanicus</i>	Обыкновенная полевка
<i>Amphipsylla georgica</i>	Снеговая полевка, закавказский хомяк, обыкновенная полевка
<i>A. kuznetzovi kuznetzovi</i>	Снеговая полевка
<i>A. rossica</i>	Водяная полевка, снеговая полевка, кустарниковая полевка, обыкновенная полевка
<i>A. s. schelkovnikovi</i>	Серый хомячок
<i>Atyphloceras nuperum palinum</i>	Кустарниковая полевка
<i>Callopsylla c. caspia</i>	Снеговая полевка, обыкновенная полевка
<i>C. s. saxatilis</i>	Снеговая полевка
<i>Ctenophthamus acuminatus</i>	Закавказский хомяк
<i>C. golovi elegans</i>	Кустарниковая полевка, обыкновенная полевка
<i>C. i. iranus</i>	Закавказский хомяк, кустарниковая полевка
<i>C. k. kirschenblatti</i>	Обыкновенная полевка
<i>C. rettigi smiti</i>	Закавказский хомяк
<i>C. secundus asiaticus</i>	Общественная полевка
<i>C. shovi</i>	Кустарниковая полевка, обыкновенная полевка
<i>C. teres</i>	Закавказский хомяк, обыкновенная полевка
<i>C. wladimiri</i>	Обыкновенная полевка

<i>C. b. bogatschevi</i>	Закавказский хомяк, обыкновенная полевка
<i>Frontopsylla elata caucasica</i>	Закавказский хомяк, обыкновенная полевка
<i>Hystriчopsylla satunini</i>	Кустарниковая полевка, обыкновенная полевка
<i>H. talpae orientalis</i>	Кустарниковая полевка, обыкновенная полевка
<i>Leptopsylla nana</i>	Снеговая полевка
<i>Megabothris turbidus</i>	Обыкновенная полевка
<i>M. walkeri</i>	Водяная полевка, кустарниковая полевка
<i>Neopsylla pleskei caucasica</i>	Закавказский хомяк
<i>Nosopsyllus consimilis</i>	Закавказский хомяк, кустарниковая полевка, общественная полевка, обыкновенная полевка
<i>Paradoxopsyllus h. hesperius</i>	Снеговая полевка
<i>Paraneopsylla dampfi</i>	Снеговая полевка
<i>Peromyscopsylla b. bidentata</i>	Снеговая полевка, обыкновенная полевка
<i>Rhadinopsylla caucasica</i>	Кустарниковая полевка, обыкновенная полевка
<i>Stenoponia ivanovi</i>	Кустарниковая полевка, обыкновенная полевка
<i>Wagnerina schelkovnikovi</i>	Серый хомячок

Источники: Аветисян, Езекелян, 1975а, б; Тифлов и др., 1977; Исаева, 1983; Кадацкая и др., 1985; Дятлов и др., 2001; Даниелян и др., 2016; Ермолова и др., 2018; Лазаренко и др., 2021.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ БЛОХ НА ТЕРРИТОРИИ ОЧАГА

Блохи 24 видов распространены практически на всем протяжении Закавказского высокогорного очага чумы (на Джавахетско-Армянском нагорье и хребтах восточной части Малого Кавказа). Это *Myoxopsylla jordani*, *Nosopsyllus mokrzeckyi*, *N. consimilis*, *Callopsylla caspia*, *C. saxatilis*, *Megabothris walkeri*, *M. turbidus* (Rothschild, 1909), *Ceratophyllus s. sciurorum*, *Frontopsylla c. caucasica*, *Amphipsylla rossica*, *A. kuznetzovi*, *Letopsylla taschenbergi*, *L. segnis*, *Ctenophthalmus proximus*, *C. rettigi smiti*, *C. acuminatus*, *C. golovi elegans*, *C. bogatschevi*, *C. secundus*, *Rhadinopsylla caucasica*, *Stenoponia ivanovi*, *Neopsylla pleskei armeniaca*, *Hystriehosylla talpae orientalis* Curts, 1826 и *H. satunini* Wagner, 1916.

Ctenophthalmus bogatschevi представлен на территории Закавказского высокогорного очага двумя подвидами: *C. b. tatianae* Argyropulo, 1936, обитающем на Джавахетском нагорье, а также в северной и северо-западной частях Армянского нагорья; *C. b. bogatschevi*, распространенным в северо-восточной части Армянского нагорья и в восточной части Малого Кавказа (Мрдовдагский, Карабахский и Шахдагский хребты).

Только в западной части очага, на Джавахетском нагорье, обитает *Amphipsylla georgica* Savenko, 1948. На Джавахетском и Армянском нагорьях обнаружены *Ctenophthalmus fissurus* и *C. k. kirschenblatti*.

На Джавахетском нагорье и в северо-западной части Армянского нагорья распространена блоха *C. teres*, в его юго-восточной части – *C. wladimiri*. Граница между ними проходит южнее оз. Севан по Варденисскому и Гегамскому хребтам. *C. wladimiri* распространен и в восточных районах Малого Кавказа (на Зангезурском хребте и Карабахском нагорье).

Amphipsylla s. schelkovnikovi и *Wagnerina schelkovnikovi* Ioff et Argyropulo, 1934 обитают в восточной части Малого Кавказа и на Армянском нагорье.

Армянским нагорьем ограничено распространение *Citellophilus transcausicus*, *Oropsylla idahoensis ilovaiskii* и *Neopsylla setosa spinea*, а также *C. iranum*, *C. shovi* и *C. secundus*.

Виды, известные пока из немногих пунктов, это *Amalaraeus dissimilis*, *Leptopsylla nana*, *L. sexdentata* и *Peromyscopsylla bidentata*.

Существенные отличия имеются в видовом составе блох разных высотных поясов. Для предгорий и среднегорий характерна *Nosopsyllus consimilis*, для пояса высокогорий – *Amalaraeus dissimilis*, *Callopsylla caspia*, *C. saxatilis*, *Paradoxopsyllus hesperius* Ioff, 1946, *Frontopsylla caucasica*, *Amphipsylla kuznetzovi*, *Rhadinopsylla caucasica* и *Paraneopsylla dampfi* Ioff, 1946.

ОСОБЕННОСТИ АРЕАЛОВ ВИДОВ БЛОХ

Ареалы блох грызунов Закавказского высокогорного природного очага чумы по расположению могут быть условно отнесены к 7 типам.

Европейско-центральноазиатский тип включает девять видов блох. Они распространены от Южной Европы до Казахстана Центральной Азии. Это *Nosopsyllus mokrzeckyi*, *N. consimilis*, *Callopsylla caspia*, *Ctenophthalmus rettigi*, *C. golovi*, *C. secundus* и *Stenoponia ivanovi* – паразиты преимущественно хомяковых, а также *Neopsylla setosa* и *Myoxopsylla jordani* – блохи некоторых беличьих и соневых. Примечательно, что в этот тип входит блоха *Callopsylla caspia*, основной переносчик чумы во всех полевочных природных очагах чумы Евразии.

Закавказский тип включает ареалы блох хомяковых (в основном полевок) девяти видов: *Amphipsylla georgica*, *C. acuminatus*, *C. kirschenblatti*, *C. chionomydis*, *C. shovi*, *C. bogatschevi*, *Rhadinopsylla caucasica*, *Paraneopsylla dampfi* и *Hystrichopsylla satunini*. Они распространены на большей части территории Кавказа, а в ряде случаев обитают в Малой Азии.

Кавказско-центральноазиатский тип содержит ареалы блох семи видов: *Frontopsylla c. caucasica*, *Paradoxopsyllus hesperius*, *Amphipsylla kuznetzovi*, *A. schelkovnikovi*, *Leptopsylla nana*, *L. sexdentata* и *Neopsylla pleskei*. Это преимущественно паразиты полевок, распространенные на Кавказе, в Казахстане и Центральной Азии. В некоторых случаях блохи встречаются южнее и восточнее: в Передней Азии и Южной Сибири.

Закавказский тип объединяет пять видов блох хомяковых, обитающих в Закавказье и на прилежащих территориях Передней Азии: *Wagnerina schelkovnikovi*, *Ctenophthalmus fissurus*, *C. iranum*, *C. wladimiri* и *C. teres*.

Европейско-сибирский тип ареала присущ блохам полевок *Megabothris walkeri*, *Megabothris turbidus*, *Amphipsylla rossica* и *Peromyscopsylla bidentata*; европейско-переднеазиатский тип – паразитам полевок *Callopsylla saxatilis*, *Atyphloceras nuperum palinum* Jordan, 1931 и мышей – *Ctenophthalmus proximus*.

Кроме того, на данной территории обитают виды с широкими ареалами. Ареалы голарктического типа свойственны *Oropsylla idahoensis* и *Amalaraeus dissimilis*, ареалы западно-центрально-палеарктического – *Hystrichopsylla talpae*, трансевразийского – *Ceratophyllus sciurorum*.

Среди блох – паразитов грызунов в Закавказском высокогорном природном очаге чумы 45% составляют виды, каждый из которых связан с несколькими видами основных хозяев. Это, например, *Callopsylla caspia*, *Nosopsyllus consimilis*, *Frontopsylla caucasica*, *Ctenophthalmus wladimiri*, *Ctenophthalmus golovi*, *Ctenophthalmus teres*,

Amphipsylla rossica, *Frontopsylla c. caucasica*, *Neopsylla pleskei*, *Rhadinopsylla caucasica* и *Stenoponia ivanovi*. Это может способствовать трансмиссии чумы между грызунами разных таксонов. Таким образом, профилактические мероприятия должны быть направлены на весь комплекс видов блох-паразитов основного носителя чумы.

Блохи 24 видов распространены практически на всем протяжении Закавказского высокогорного очага чумы, другие виды отмечены только на части этой территории. В ряде случаев хозяин и специфический паразит ограничены в распространении высотами определенного диапазона или разными биотопами. Блохи грызунов Закавказского высокогорного природного очага чумы по расположению ареала можно отнести к 7 типам.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции ФКУЗ «Ставропольский противочумный институт» Роспотребнадзора. Полезные замечания к рукописи сделал В.В. Стахеев (Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аветисян Г.А. 1969. Обзор фауны блох Армянской ССР. Зоологический сборник 15: 12–49. [Avetissian H.A. 1969. A survey of the flea fauna of Armenian SSR. Zoological Papers 15: 12–49. (in Russian)].
- Аветисян Г.А., Езекелян В.Х. 1975а. Блохи некоторых видов грызунов Армянской ССР (Сообщение II). Материалы конференции «Фауна и ее охрана в республиках Закавказья». Ереван, Издательство АН Армянской ССР. 6–9. [Avetisyan G.A., Ezekelyan V.Ch. 1975a. Blochi nekotorych vidov gryzunov Armyanskoy SSR (Soobscheniye II). Materialy konferencyi «Fauna i eyo ochrana v respublikach zakavkazya». Erevan, Izdatelstvo AN Armyanskoy SSR, 6–9. (in Russian)].
- Аветисян Г.А., Езекелян В.Х. 1975б. О блохах некоторых видов грызунов Армянской ССР.1. Биологический журнал Армении 28 (8): 56–63. [Avetisyan G.A., Ezekelyan V. Ch. 1975b. O blochach nekotorych vidov gryzunov Armyanskoy SSR. Biologicheskyy zhurnal Armenii 28 (8): 56–63. (in Russian)].
- Аргиропуло А.И. 1935. Блохи (Aphaniptera) Закавказья. Определительные таблицы. Труды Азербайджанского института микробиологии и эпидемиологии 5 (1): 119–216. [Argyropulo A.I. 1935. Die Flöhe Transkaukasiens. Bestimmungstabellen. Zeitschrift des Azerbeidschaner Institut für Microbiologie 5 (1): 119–216. (in Russian)].
- Ахвердян М.Р., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н. 1992. Кариология и систематика кустарниковых полевков Кавказа и Закавказья (*Terricola*, *Arvicolinae*, *Rodentia*). Зоологический журнал 71 (3): 96–100. [Akhverdyan M.R., Lyapunova E.A., Vorontsov N.N. 1992. Karyology and systematics of bush voles of the Caucasus and Transcaucasia (*Terricola*, *Arvicolinae*, *Rodentia*). Zoological Journal 71 (3): 96–100. (In Russian)].
- Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб., Наука, 357 с. [Balashov Ju.S. 2009. Acari and insect parasitism on terrestrial vertebrates. SPb., Nauka, 357 pp. (in Russian)].

- Даниелян Р.Р., Мовсисян О.Н., Саакян Л.В. 2016. Блохи (Siphonaptera) обыкновенной полевки северо-запада Армении. Евразийский энтомологический журнал 15 (3): 213–219. [Danielyan R.R., Movsisyan O.N., Sahakyan L.V. 2016. Fleas of the common vole in Northwest Armenia. Euroasian Entomological Journal 15 (3): 213–219. (in Russian)].
- Дятлов А.И., Антоненко А.Д., Грижебовский Г.М., Лабунец Н.Ф. 2001. Природная очаговость чумы на Кавказе. Ставрополь, 345 с. [Dyatlov A.I., Antonenko A.D., Grizhebovskiy G.M., Labunets N.F. 2001. Natural plague focality in the Caucasus. Stavropol, 345 pp. (in Russian)].
- Ермолова Н.В., Лазаренко Е.В., Шапошникова Л.И., Асатрян К. 2018. Таксоценоз блох обыкновенной полевки *Microtus arvalis*, обитающей в Присеванском мезоочаге Закавказского высокогорного очага чумы. Труды центра паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК. Т. L. Биоразнообразие паразитов. Отв. ред. С.О. Мовсисян. 84–86. [Ermolova N.V., Lazarenko E.V., Shaposhnikova L.I., Asatryan K. 2018. Taksocenoz bloch obyknovennoy polevki *Microtus arvalis*, obitayushey v Prisevanskom mezoochage Zakavkazskogo vysokogornogo ochaga chumi. Trudi centra parazitologii Institute problem ecologii i evouzii im. A.N. Severtzova RAN. M., Tovariscstvo nauchnyh izdaniy KMK. T. I. Bioraznoobraziye parazitov. Otv. red. S.O. Movsesyan. 84–86. (in Russian)].
- Иофф И.Г., Иванова М.А. 1956. Aphaniptera Армении. Зоологический сборник. Ереван: изд-во АН Арм. ССР. Вып. 9. С. 21–31. [Ioff I.G., Ivanova M.A. 1956. Zoologicheskyy sbornik. Erevan: izd-vo AN Arm. SSR. Vip. 9. S. 21– 31. (in Russian)].
- Исаева Э.В. 1956. Новые материалы к фауне блох Азербайджана. Труды Научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья 1: 158–166. [Isayeva E.V. 1956. Novkiye materialy k faune bloch Azerbaidjana. Trudi Nauchno-issledovatselskogo protivochumnogo instituta Kavkaza i Zakavkazya 1: 158–166. (in Russian)].
- Исаева Э.В. 1970. Зоогеографический очерк блох Азербайджана. Переносчики особо опасных инфекций и борьба с ними. Ставрополь, 293–305. [Isayeva E.V. 1970. Zoogeografichesky ocherk bloch Azerbaidzhana. Perenoschiki osobo opasnyh infekciy i borba s nimi. Stavropol, 293–305. (in Russian)].
- Исаева Э.В. 1983. Блохи (Siphonaptera) грызунов и некоторых других животных Азербайджана. Ставрополь. Деп. в ВИНТИ АН СССР 17.08.1983. № 4764. 42 с. [Isayeva E.V. 1983. Blochi gryzunov i nekotorykh drugih zhivotnykh Azerbadzhana. Stavropol. Dep. v VINITI AN SSSR 17.08.1983. № 4764. 42 pp.]
- Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран Ближнего Зарубежья. 2016. Под ред. В.В. Кутырева и А.Ю. Поповой. Саратов, Амирит, 248 с. [Kadastr epidemiceskih i epizooticheskikh proyavleniy chumy na territorii Rossiyskoy Federazii i stran Blizhnego Zarubezh'ya. 2016. Pod red. V.V. Kutyrev, A.Yu. Popova. Saratov, Amirit, 248 s.].
- Кадацкая К.П., Щирова Л.Ф., Гасанов С.З. 1985. Блохи обыкновенной полевки в Азербайджане. В сб.: Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах чумы. Ставрополь, 2–8. [Kadazkaya K.P. Schirova L.F., Gasanov S.Z. 1985. Fleas of the common vole in Azerbaidjan. In.: Actual questions of epidemiology-surveillance in natural plague foci. Stavropol, 2–8. (in Russian)].
- Косминский Р.Б. 1970. Некоторые итоги изучения экологии блох обыкновенных полевок в Закавказском горном очаге чумы. Проблемы особо опасных инфекций 1 (11): 204–213. [Kosminsky R.B. 1970. Some results of studies on ecoogy of fleas of *Microtus arvalis* in the Transcaucasiian mountain plague focus. Problems of the most dangerous infections. Iss. 1 (11): 204–213. (in Russian)].

- Косминский Р.Б., Аветисян Г.А. 1966. К изучению блох Юго-восточной части Закавказского нагорья. Проблемы паразитологии. Киев, 71–79. [Kosminsky R.B., Avetisyan G.A. 1966. K isucheniyu blokh Yugo-Vostochnoy chasti Zakavkazskogo nagorya. Problemy parasitologii. Kiev. 71–79. (in Russian)].
- Котти Б.К., Артюшина Ю.С. 2020. Блохи (Siphonaptera) млекопитающих и птиц на Восточном Кавказе. Паразитология 54 (5): 430–440. [Kotti B.K., Artyushina J.S. 2020. Fleas (Siphonaptera) of mammals and birds in the Eastern Caucasus. Parasitologiya 54 (5): 430–440. (in Russian)]. <https://doi.org/10.31857/S1234567806050065>
- Котти Б.К., Жильцова М.В. 2019. Значение блох (Siphonaptera) в природных очагах чумы. Паразитология 53 (6): 504–514. [Kotti B.K., Zhilzova M.V. 2019. A value of fleas (Siphonaptera) in the natural foci of plague. Parasitologiya 53 (6): 504–514. (in Russian)]. <https://doi.org/10.1134/S0031184719060061>
- Котти Б.К., Климова Л.И., Ермолова Н.В., Артюшина Ю.С., Бамматов Д.М. 2021. Блохи грызунов в Восточно-Кавказском высокогорном природном очаге чумы. Паразитология 55 (5): 398–407. <https://doi.org/10.31857/S0031184721050045>. [Kotti B.K., Klimova L.I., Ermolova N.V., Artyushina J.S., Bammатов D.M. 2021. Fleas (Siphonaptera) of rodents in the East Caucasus highland natural plague focus. Parasitologiya 53 (6): 504–514. (in Russian)].
- Котти Б.К., Стахеев В.В. 2022. Блохи (Siphonaptera) на юге России. Паразитология 56 (4): 282–294. <https://doi.org/10.31857/S0031184722040020>. [Kotti B.K., Stacheev V.V. 2022. Fleas (Siphonaptera) in the South of Russia // Parasitologiya 56 (4): 282–294. (in Russian)].
- Лабунец Н.Ф., Аветисян Г.А. 1970. Новый вид блохи рода *Ctenophthalmus* из Армении. Зоологический журнал 49 (1): 157–159. [Labunets N.F., Avetisyan G.A. 1970. A new species of flea of the genus *Ctenophthalmus* from Armenia. Zoological Journal 49 (1): 157–159. (in Russian)].
- Лазаренко Е.В., Артюшина Ю.С., Ермолова Н.В., Бейер А.П., Жильцова А.Ю., Дубянский В.М., Шапошникова Л.И. 2021. Картографическая база данных «Места обнаружения микроба чумы в Закавказском высокогорном природном очаге на территории Республики Армения с высокоточной привязкой на местности». Ставрополь: Ставропольский научно-исследовательский противочумный институт Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека Свидетельство о регистрации базы данных 2021621755, 17.08.2021. Заявка № 2021621644 от 05.08.2021. [Lazarenko E.V., Artyushina Y.S., Ermolova N.V., Beyer A.P., Zhiltsova A.Yu., Dubyansky V.M., Shaposhnikova L.I. 2021. Cartographic database «Places of detection of the plague microbe in the Transcaucasian high-mountain natural focus on the territory of the Republic of Armenia with high-precision reference on the ground». Stavropol: Stavropol Research Anti-Plague Institute of the Federal Service for Supervision of Consumer Rights Protection and Human Well-being Certificate of registration of the database 2021621755, 08/17/2021. Application № 2021621644 dated 05.08.2021].
- Мартirosyan Б.А., Дарская Н.Ф. 1964. О блохах снежной полевки в Армении. Известия Академии Наук Армянской ССР 17 (11): 97–99. [Martirosyan B.A., Darskaya N. F. 1964. O blochach snezhnoy polyevki v Armenyi. Izvestiya Akademiyi Nauk Armyanskoy SSR 17 (11): 97–99. (in Russian)].
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Паразитология 53 (3): 179–197. [Medvedev S.G., Kotti B.K., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of fleas (Siphonaptera) – vectors of plague pathogens: the flea *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), parasite of ground squirrels of the genus *Spermophilus*. Parasitologiya 53 (3): 179–197. (in Russian)]. <https://doi.org/10.1134/S0031184719030013>

- Медведев С.Г., Вержуцкий Д.Б., Котти Б.К. 2020. Разнообразие переносчиков возбудителя чумы: полигостальные паразиты – блохи рода *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). Паразитология 54 (3): 205–231. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2020. Diversity of fleas (Siphonaptera) – vectors of plague pathogens: the polyxenous parasites of the flea genus *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae). Entomological Review 100 (9): 1218–1235. (in Russian)]. <https://doi.org/10.31857/234567806030037>
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. 1998. Систематика млекопитающих СССР: дополнения. М., Изд-во МГУ, 190 с. [Pavlinov I.Ya., Rossolimo O.L. 1998. Sistematika mlekopitayuschich SSSR: dopolneniya. M., Izd-vo MGU, 190 pp. (in Russian)].
- Павлинов И.Я., Яхонтов Е.Л., Агаджанян А.К. 1995. Млекопитающие Евразии. I. Rodentia М.: Изд-во Московского университета, 239 с. [Pavlinov I.Ya., Yachtov E.L., Agadjanyan A.K. 1995. Mammals of Eurasia I. Rodentia. M., Moscow University Publishing House, 239 pp. (in Russian)].
- Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. 2004. Под ред. Онищенко Г.Г., Кутырева В.В. М., Медицина, 192 с. [Natural plague foci in the Caucasus, Caspian Sea Region, Middle Asia and Siberia. 2004. Pod red. Onischenko G.G., Kutyrev V.V. 2004. Natural plague foci in the Caucasus, Caspian Sea Region, Middle Asia and Siberia. M., Medicina Publishers, 192 pp. (in Russian)].
- Савенко Р.Ф. 1950. Материалы к фауне блох (Aphaniptera) Грузии. В сб.: Труды Института зоол. АН ГССР. Тбилиси, 9: 103–116. [Savenko R.F. 1950. Materials on the flea fauna of Georgia. In: Transactins of the Institute of zool. AN GSSR. Tbilisi, 9: 103–116. (in Russian)].
- Сижазева А.М. 2012. Молекулярно-генетическое и экологическое разнообразие рода *Chionomys* на Кавказе: Автореф. канд. биол. наук. Владикавказ, 23 с. [Sizhazheva A.M. 2012. Molecular-genetic and ecologic diversity of the genus *Chionomys* in the Caucasus. Autoreferat diss. Cand. biol. Science. Saratov, 23 s. (in Russian)].
- Талыбов А.Н. 1966. Материалы к фауне блох Нахичеванской АССР. Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, 156–157. [Talybov A.N. 1966. Materyaly k faune bloch Nachichevanskoy ASSR. Osobo opasniye infekcii na Kavkaze. Stavropol, 156–157. (in Russian)].
- Тифлов В.Е., Скалон О.И., Ростигаев Б.А. 1977. Определитель блох Кавказа. Ставрополь, Ставропольское книжное издательство, 278 с. [Tiflov V.E., Scalon O.I., Rostigayev B.A. 1977. Opredelitel bloch Kavkaza. Stavropol, Stavropolskoye knizhnoye izdatelstvo, 278 s. (in Russian)].
- Цихистави Ш.Г. 1972. Материалы по блохам грызунов Джавахетии. Проблемы особо опасных инфекций 3 (25): 69–73. [Cihistavi S.G. 1972. Materials on the fleas of Dzhavakhetia. Problems of the most dangerous infections. Iss. 3 (25): 69–73. (in Russian)].
- Шидловский М.В. 1976. Определитель грызунов Закавказья. Тбилиси, Мецниереба, 255 с. [Shidlovsky M.V. 1976. Opredelitel gryzunov Zakavkazya. Tbilisi, Mezniereba, 255 s. (in Russian)].
- Эйгелис Ю.К. 1980. Грызуны Восточного Закавказья и проблема оздоровления местных очагов чумы. Саратов, изд-во Саратовского университета, 262 с. [Eygelis Ju.K. 1980. Gryzuny Vostchnogo Zakavkazya i problema ozdorovleniya mestnych ochagov chumy. Saratov, izd.-vo Saratovskogo Universiteta, 262 s. (in Russian)].
- Ioff I., Argyropulo A. 1934. Die Flöhe Armeniens. Zeitschrift für Parasitenkunde 7 (2): 138–166.

FLEAS (SIPHONAPTERA) OF RODENTS
IN THE TRANSCAUCASIAN HIGHLAND
NATURAL PLAGUE FOCUS

B. K. Kotti

Keywords: fleas, rodents, host specificity, distribution, natural plague focus, highlands

SUMMARY

The Transcaucasian highland vole natural plague focus is located within the Javakheti-Armenian (Javakheti and Armenian) Highlands and the Lesser Caucasus. In this region, rodents are hosts for fleas of 42 species from 21 genera. The one third part of flea species are monoxenous, the remaining species are oligoxene or pleioxene parasites. Fleas of 24 species are represented throughout the focus. Others are confined either to the Armenian or the Javakheti Highlands, as well as to the Lesser Caucasus. On the territory of the Transcaucasian focus, the warm period of the year is the most favorable time for the transmission of the plague, since fleas – parasites of the common vole – are characterized by high activity of nutrition and reproduction during this period.

УДК 595.775 (571.53)

К ФАУНЕ БЛОХ (INSECTA, SIPHONAPTERA) ЗАПОВЕДНИКА «БАЙКАЛО-ЛЕНСКИЙ»

© 2023 г. О. Э. Берлов^а, *, С. Ю. Артемьева^б

^а ФКУЗ Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,
ул. Трилисера, 78, Иркутск, 664047 Россия

^б ФГБУ «Заповедное Прибайкалье»,
ул. Байкальская, 291-Б, Иркутск, 664050 Россия

* e-mail: olegberlov@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.01.2023 г.

После доработки 11.02.2023 г.

Принята к публикации 15.02.2023 г.

Фауна блох Государственного природного заповедника «Байкало-Ленский» (Иркутская область, Сибирский федеральный округ) исследована слабо. Одним из авторов ранее опубликована информация о семи видах, собранных в заповеднике по материалам двух полевых сезонов 1997 и 1998 г. В рамках инвентаризации фауны эктопаразитов заповедника, в течение семи полевых сезонов, в 2016–2022 г., проводился сбор нового материала. Цель исследований – инвентаризация видового состава блох, паразитирующих на мелких млекопитающих. В результате работ были отловлены 384 блохи. Собранные блохи относятся к 16 видам из трёх семейств. Наиболее интересна находка блохи *Catallagia striata* Scalon, 1950, впервые встреченной на территории Иркутской области.

Ключевые слова: блохи, фауна, эктопаразиты, мелкие млекопитающие, Прибайкалье, Иркутская область, Сибирь, Россия

DOI: 10.31857/S0031184723020060; **EDN:** BBDDIS

Государственный природный заповедник «Байкало-Ленский» занимает площадь 659.9 тыс. га и расположен на склонах Байкальского хребта, в верховьях р. Лены, на территории Иркутской области (Мельников и др., 2006).

До наших исследований, фауна эктопаразитов млекопитающих на заповедной территории не изучалась. Здесь установлено обитание 54 видов млекопитающих, из них 10 видов насекомоядных и девять видов мышевидных грызунов: обыкновенная

бурозубка – *Sorex araneus* (L., 1758), средняя бурозубка – *Sorex caecutiens* (Laxmann, 1788), равнозубая бурозубка – *Sorex isodon* (Turov, 1924), тундрная бурозубка – *Sorex tundrensis* (Merriam, 1990), бурая бурозубка – *Sorex roboratus* (Hollister, 1913), крупнозубая бурозубка – *Sorex daphaenodon* (Thomas, 1907), малая бурозубка – *Sorex minutus* (L., 1766), крошечная бурозубка – *Sorex minutissimus* (Zimmermann, 1780), крот сибирский – *Talpa altaica* (Nicolisky, 1883), водяная кутора – *Neomys fodiens* (Pennant, 1771), темная полевка – *Microtus agrestis* (L., 1761), полевка-экономка – *Alexandromys oeconomus* (Pallas, 1776), красная полевка – *Myodes rutilus* (Pallas, 1779), красно-серая полевка – *Craseomys rufocanus* (Sundevall, 1846), узкочерепная полевка – *Lasiopodomys gregalis* (Pallas, 1779), восточно-азиатская мышь – *Apodemus peninsulae* (Thomas, 1907), лесной лемминг – *Myopus schisticolor* (Lilljeborg, 1844), лесная мышовка – *Sicista betulina* (Pallas, 1779), мышь-малютка – *Micromys minutus* (Pallas, 1771) (Артемьева, 2017).

Сборы блох с мелких млекопитающих впервые проведены в заповеднике в 1997 г., по результатам первых сборов определены семь видов (Артемьева и др., 2000). В рамках инвентаризации фауны эктопаразитов заповедника, в течение семи полевых сезонов, в 2016–2022 г., проведен сбор нового материала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор мелких млекопитающих проведен С.Ю. Артемьевой на стационарном участке у границы Верхне-Ленского лесничества Государственного природного заповедника «Байкало-Ленский», в верховьях р. Лены, в окрестностях д. Чанчур (Качугский район Иркутской области). Даты сборов: 27.08.–4.09.2016, 25.08.–3.09.2017, 16–23.08.2018, 28.08.–2.09.2019, 20.08–27.08.2020, 22.08.–29.08.2021 и 20–30.08.2022.

Отлов зверьков осуществлялся по стандартной методике 50-метровыми ловчими канавками с пятью конусами в каждой, на треть наполненными водой (Артемьева и др., 2000). Всех отловленных грызунов и насекомоядных осматривали на наличие эктопаразитов, но точную привязку блох к хозяевам установить не представлялось возможным, так как в конусах, наполненных водой, блохи могли свободно перемещаться по зверькам. Собранные эктопаразиты зафиксированы спиртом в пробирках- эппендорфах.

Определение блох выполнил О.Э. Берлов по определителю видов Восточной Сибири (Иофф, Скалон, 1954) с помощью микроскопа «Ломо Биолам Р7У4.2» с бинокулярной насадкой «Ломо АУ-12. 1,5х», объективами «Ломо 20х/0.40», «Ломо 8х/0.20», «Carl Zeiss Jena Semiplan 3,2х/0.10» и широкоугольными окулярами «WF 20х». Перед определением блохи просветлялись в 20% NaOH.

Видовой список приведен ниже. Последовательность таксонов и их латинские названия даны в соответствии с Каталогом блох фауны России (Котти, 2018).

В 2016–2022 г. с мелких млекопитающих заповедника «Байкало-Ленский» собраны и определены 384 блохи 16 видов из трёх семейств.

1. Семейство Ceratophyllidae Dampf, 1908

Amalaraeus penicilliger (Grube, 1851). Материал 50 экз., Иркутская обл., Заповедник «Байкало-Ленский»: 11 самок и 3 самца (2016), 2 самки и 5 самцов (2017), 6 самок и 2 самца (2018), 3 самки и 3 самца (2019), 3 самки и 2 самца (2020), 2 самки и 3 самца (2021), 3 самки и 2 самца (2022).

Ceratophyllus (Monopsyllus) indages Rothschild, 1908. Материал 1 экз., Иркутская обл., Заповедник «Байкало-Ленский»: 1 самка (2022).

Megabothris rectangulatus (Wahlgren, 1903). Материал 56 экз., Иркутская обл., Заповедник «Байкало-Ленский»: 9 самок и 4 самца (2016), 6 самок и 9 самцов (2017), 1 самка (2018), 6 самок и 4 самца (2019), 1 самка и 2 самца (2020), 6 самок и 3 самца (2021), 2 самца и 3 самки (2022).

Megabothris asio calcarifer (Wagner, 1913). Материал 2 экз., Иркутская обл., Заповедник «Байкало-Ленский»: 1 самец (2016) и 1 самка (2022).

Igioffius taiganus (Scalon, 1950). Материал 5 экз., Иркутская обл., Заповедник «Байкало-Ленский»: 2 самки (2016), 1 самец (2018), 1 самка (2019), 1 самка (2020).

2. Семейство Leptopsyllidae Rothschild, 1915

Amphipsylla sibirica (Wagner, 1898). Материал 13 экз., Иркутская обл., Заповедник «Байкало-Ленский»: 1 самка и 1 самец (2016), 2 самца (2017), 4 самки и 2 самца (2019), 1 самец (2021), 1 самка и 1 самец (2022).

Peromyscopsylla ostsibirica (Scalon, 1936). Материал 39 экз., Иркутская обл., Заповедник «Байкало-Ленский»: 9 самок и 5 самцов (2016), 4 самки и 5 самцов (2017), 3 самки и 1 самец (2018), 2 самки и 3 самца (2019), 2 самки и 1 самец (2020), 1 самец (2021), 3 самки (2022).

3. Семейство Hystrichopsyllidae Tiraboschi, 1904

Neopsylla acanthina Jordan et Rothschild, 1923. Материал 14 экз., Иркутская обл., Заповедник «Байкало-Ленский»: 1 самец (2016), 1 самец (2017), 1 самец (2018), 3 самки и 3 самца (2019), 1 самка и 2 самца (2020), 1 самец (2021), 1 самец (2022).

Catallagia dacenkoi Ioff, 1940. Материал 69 экз., Иркутская обл., Заповедник «Байкало-Ленский»: 7 самок и 4 самца (2016), 9 самок и 2 самца (2017), 1 самка (2018), 6 самок и 5 самцов (2019), 11 самок и 7 самцов (2020), 3 самки и 7 самцов (2021), 4 самки и 3 самца (2022).

Catallagia ioffi Scalon, 1950. Материал 23 экз., Иркутская обл., Заповедник «Байкало-Ленский»: 7 самок и 2 самца (2016), 2 самки (2017), 4 самки (2019), 3 самки (2020), 1 самка и 2 самца (2021), 1 самка и 1 самец (2022).

Catallagia striata Scalon, 1950. Материал 8 экз., Иркутская обл., Заповедник «Байкало-Ленский»: 1 самец (2017), 2 самки и 3 самца (2019), 1 самец (2021), 1 самец (2022). Вид впервые обнаружен на территории Иркутской области.

Rhadinopsylla (Actenophthalmus) pseudodahurica Scalon, 1950. Материал 2 экз., Иркутская обл., Заповедник «Байкало-Ленский»: 1 самка (2017), 1 самец (2022).

Corrodopsylla birulai (Ioff, 1928). Материал 2 экз., Иркутская обл., Заповедник «Байкало-Ленский»: 1 самец (2020), 1 самец (2021).

Palaeopsylla soricis starki Wagner, 1930. Материал 91 экз., Иркутская обл., Заповедник «Байкало-Ленский»: 5 самок и 2 самца (2016), 11 самок и 3 самца (2017), 2 самки и 3 самца (2018), 14 самок и 13 самцов (2019), 10 самок (2020), 19 самок и 5 самцов (2021), 3 самки и 1 самец (2022).

Ctenophthalmus (Asiactenophthalmus) pisticus Jordan et Rothschild, 1921. Материал 4 экз., Иркутская обл., Заповедник «Байкало-Ленский»: 3 самца (2019), 1 самка (2020).

Hystrihopsylla microti Scalon, 1950. Материал – 5 экз., Иркутская обл., Заповедник «Байкало-Ленский»: 1 самка (2016), 2 самки (2019), 1 самка (2020), 1 самец (2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При паразитологическом обследовании 19 видов мелких млекопитающих (10 видов насекомоядных и 9 видов мышевидных грызунов), отловленных в заповеднике «Байкало-Ленский», зарегистрированы 16 видов блох из трёх семейств: пять видов из сем. Ceratophyllidae, два вида из сем. Leptopsyllidae и девять видов из сем. Hystrihopsyllidae Tiraboschi, 1904.

Все виды блох, собранные в заповеднике, имеют обширные ареалы и достаточно характерны для таёжной зоны Восточной Сибири. Самыми многочисленными в наших сборах оказались следующие виды блох: *Palaeopsylla soricis starki* (91 экз.), *Catallagia dacenkoi* (69 экз.) и *Megabothris rectangulatus* (56 экз.).

Наиболее интересна находка блохи *Catallagia striata* Scalon, 1950, впервые встреченной на территории Иркутской области. В Каталоге блох фауны России (Котти, 2018) этот вид указан только для Тувы, Восточного Забайкалья и Приамурья, а в новейших списках видов блох Иркутской области *Catallagia striata* отсутствует (Берлов, Артемьева, 2021; Вершинин и др., 2022).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артемьева С.Ю., Бояркин И.В., Никулина Н.А., Горбунова Н.С. 2000. Мелкие млекопитающие Верхнеленской тайги и их эктопаразиты. Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии 20: 6–8. [Artemyeva S.Yu., Boyarkin I.V., Nikulina N.A., Gorbunova N.S. 2000. Small mammals of the taiga of Upper Lena and their ectoparasites. Vestnik of the Irkutsk State Agricultural Academy 20: 6–8. (in Russian)].

- Артемьева С.Ю. 2017. Результаты многолетних наблюдений за численностью мелких млекопитающих в долине верховьев реки Лены. В кн.: Овдин М.Е. (ред.). Природные резерваты – гарант будущего. Материалы Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 100-летию Баргузинского заповедника. Улан-Удэ, СО РАН: 21–24. [Artemyeva S.Yu. 2017. Results of long-term observations of the number of small mammals in the valley of the upper reaches of the Lena River. In: Ovdin M.E. (ed.). Natural reserves – the guarantor of the future. Proceedings of the All-Russian scientific-practical conference dedicated to the 100th anniversary of the Barguzinsky Reserve. Ulan-Ude, SB RAS: 21–24. (in Russian)].
- Берлов О.Э., Артемьева С.Ю. 2021. К фауне блох (Insecta: Siphonaptera) Заповедного Прибайкалья. Байкальский зоологический журнал 29 (1): 124–125. [Berlov O.E., Artemyeva S.Yu. 2021. To the fauna of fleas (Insecta: Siphonaptera) of the “Western Baikal Protected Areas”. Baikal Zoological Journal 29 (1): 124–125. (in Russian)].
- Вершинин Е.А., Борисов С.А., Мельникова О.В. 2022. Эктопаразиты мелких млекопитающих южного Прибайкалья. Паразитология 56 (4): 335–352. [Vershinin E.A., Borisov S.A., Melnikova O.V. 2022. Ectoparasites of small mammals in south of Baikal region. Parasitology 56 (4): 335–352. (in Russian)].
- Иофф И.Г., Скалон О.И. 1954. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилежащих районов. Москва, Медгиз, 276 с. [Ioff I.G., Skalon O.I. 1954. Key to fleas of Eastern Siberia, the Far East and adjacent areas. Moscow, Medgiz, 276 pp. (in Russian)].
- Котти Б.К. 2018. Каталог блох (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран. 2-е изд. Ставрополь, СКФУ, 129 с. [Kotti B.K. 2018. Catalog of fleas (Siphonaptera) of the fauna of Russia and neighboring countries. 2-nd ed. Stavropol, NCFU, 129 pp. (in Russian)].
- Мельников Ю.И., Трошкова Т.Л., Берлов О.Э. 2006. Байкало-Ленскому заповеднику 20 лет (история, персоналии, библиография). Иркутск, РАМН, 140 с. [Melnikov Yu.I., Troshkova T.L., Berlov O.E. 2006. Baikalo-Lensky State nature reserve is 20 years old (history, personalities, bibliography). Irkutsk, RAMS, 140 pp. (in Russian)].

TO THE FAUNA OF FLEAS (INSECTA, SIPHONAPTERA) OF THE RESERVE “BAIKALO-LENSKY”

O. E. Berlov, S. Yu. Artemyeva

Keywords: fleas, fauna, ectoparasites, small mammals, Baikal region, Irkutsk province

SUMMARY

The fauna of fleas of the Baikalo-Lensky State Nature Reserve (Siberian Federal District, Irkutsk Region) has been poorly studied. One of the authors previously published information about 7 species collected in the reserve, based on the materials of two field seasons in 1997 and 1998. As part of the inventory of the fauna of ectoparasites of the reserve, during seven field seasons, in 2016–2022, new material was collected. The purpose of the research is to make an inventory of the species composition of fleas that parasitize small mammals. As a result of the work, 384 fleas were caught. The collected fleas belong to 16 species from three families. The most interesting find is the flea *Catallagia striata* Scalon, 1950, which was first encountered in Irkutsk region.

УДК 595.421

**НАХОДКИ КЛЕЩА *HAEMAPHYSALIS JAPONICA DOUGLASI*
NUTTALL ET Warburton, 1915 (ACARI, IXODIDAE)
В ОКРЕСТНОСТЯХ ИРКУТСКА**

© 2023 г. Е. А. Вершинин^а, О. В. Мельникова^{а,*}

^аФКУЗ Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,
ул. Трилиссера, 78, Иркутск, 664047 Россия

*e-mail: melnikovaovit@gmail.com

Поступила в редакцию 26.12.2022 г.

После доработки 05.02.2023 г.

Принята к публикации 09.02.2023 г.

Описаны находки необычного для Прибайкалья вида иксовых клещей *Haemaphysalis japonica douglasi* Nut. et Warb., 1915 в Иркутской области.

Ключевые слова: клещи рода *Haemaphysalis*, *H. japonica douglasi*, Иркутская область

DOI: 10.31857/S0031184723020072; **EDN:** BBRBOE

Род *Haemaphysalis* включает в себя 168 видов клещей, распространённых в Европе, Азии, Африке и Австралии (Jongejan, Uilenberg, 2004). На территории Российской Федерации зарегистрировано 15 видов рода *Haemaphysalis*, они населяют лесные местообитания разных типов на юге европейской части и на юге Дальнего Востока. Большая часть видов имеет ограниченные ареалы, за исключением *H. concinna*, найденного на пространстве от Западной Европы до Дальнего Востока (Цапко, 2020). Клещ *Haemaphysalis japonica* распространён в Японии (острова Кюсю, Хонсю и Хоккайдо) и на континентальной территории Юго-Восточной Азии, включая восточную часть Китая, Корейский п-ов и Приморский край России. Континентальную популяцию относят к подвиду *Haemaphysalis japonica douglasi* (Померанцев, 1950; Колонин, 1987; Nakao, Ito, 2014).

H. japonica douglasi Nut. et Warb., 1915 – вид теплолюбивый, предпочитает закрытые станции с повышенной влажностью. Взрослые клещи прокармливаются преимущественно на диких и домашних животных, преимаго – на птицах (Волков и др., 1969).

H. japonica douglasi на всех фазах развития нападает на человека. Пик активности наблюдается в первой половине лета. Самцы зимуют на животных. *H. japonica douglasi* сохраняет и переносит возбудителей клещевого энцефалита, туляремии, клещевого риккетсиоза, эрлихиоза, боррелиоза (Опыт создания..., 1974; Чунихин, 1991; Рар и др., 2013; Pukhovskaya et al., 2018; Леонова, 2020; Лубова и др., 2020).

Данный клещ в своей экологии тесно связан с подзоной хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока. Его распространение в Российской Федерации приурочено к Приамурью и Приморью. Однако, в связи с тем что основными прокормителями преимагинальных стадий служат птицы, возможны находки этого вида далеко за пределами его основного ареала (Опыт создания..., 1974). Несмотря на это, мы не встретили описания находок данного вида в Восточной Сибири.

31 мая 2013 г. при сборах на флаг на лесной малоезженной дороге в долине р. Солонянки (Голоустненский тракт, дорога 25 ОП МЗ 25Н-210, 52.2561–104.8728) в смешанном осиново-берёзово-лиственнично-сосновом лесу, расположенном на пологом склоне северо-западной экспозиции (594 м над ур. м.), нами был отловлен самец *Haemaphysalis*, первоначально определенный как *H. concinna*. При более внимательном рассмотрении установлено: II членик пальп с отчетливым боковым выступом, в силу чего дорсально пальпы в сложенном состоянии выдаются латеральнее основания гнатосомы, однако дорсально максимальная ширина гнатосомы меньше длины; дорсально III членик пальп не имеет зубца по середине заднего края; створки анального клапана без каудальных выростов; зубец по заднему краю IV кокс короткий, значительно короче длины коксы; в сложенном состоянии вершины пальп разобщены; дорсально III членик пальп в задней части не шире передней части II членика. Эти признаки позволили нам считать данный экземпляр представителем вида *Haemaphysalis japonica douglasi* Nut. et Warb., 1915 (Померанцев, 1950; Колонин, 1987; Филиппова, 1997).

Эта находка была описана нами (Вершинин и др., 2014) как вероятный случайный занос птицами неполовозрелой фазы, перелинявшей в самца. Кормящиеся на земле виды (рябчик, седоголовая и желтогорлая овсянки, жуланы, лесной конёк, сизый дрозд) отмечены как наиболее поражённые личинками и нимфами *H. japonica* и *H. concinna* в Хабаровском крае (Волков и др., 1969). Из перечисленных видов птиц вероятнее всего занос на юг Восточной Сибири мог произойти на седоголовой овсянке или сибирском жулане по причине их широкого распространения и пролётных путей с мест зимовок (Юго-Восточная Азия) через юг Дальнего Востока России. Лесной конёк зимует в Африке и Южной Азии, ареал желтогорлой овсянки и сизого дрозда ограничен Приморьем и Приамурьем (Рябицев, 2014), а рябчик является оседлым видом.

Впоследствии, в течение сезона активности иксодовых клещей 2020 г. было ещё четыре находки самцов *H. japonica douglasi*. Примечательно, что членистоногих обнаруживали на одних и тех же маршрутах дважды за сезон: 13 мая и 2 июня в окрестностях пос. Никола по Байкальскому тракту (трасса 25 ОП МЗ 25Н-209, 51.8956–104.8336, 521 м над ур. м.), а также 19 мая и 8 июня вблизи садоводства «Мечта» по Качугскому тракту (дорога 25 ОП МЗ 25Н-056, 52.3756–104.3411, 570 м над ур. м.). Точки обнаружения клещей *H. japonica douglasi* образуют треугольник со сторонами 38, 41 и 62 км (рис. 1). Повторные находки клеща данного вида на одном маршруте дают основания предполагать наличие локальных микропопуляций, что требует дальнейших наблюдений и внимательного отношения к определению клещей рода *Haemaphysalis*, обнаруженных вне известных мест их регулярной регистрации.

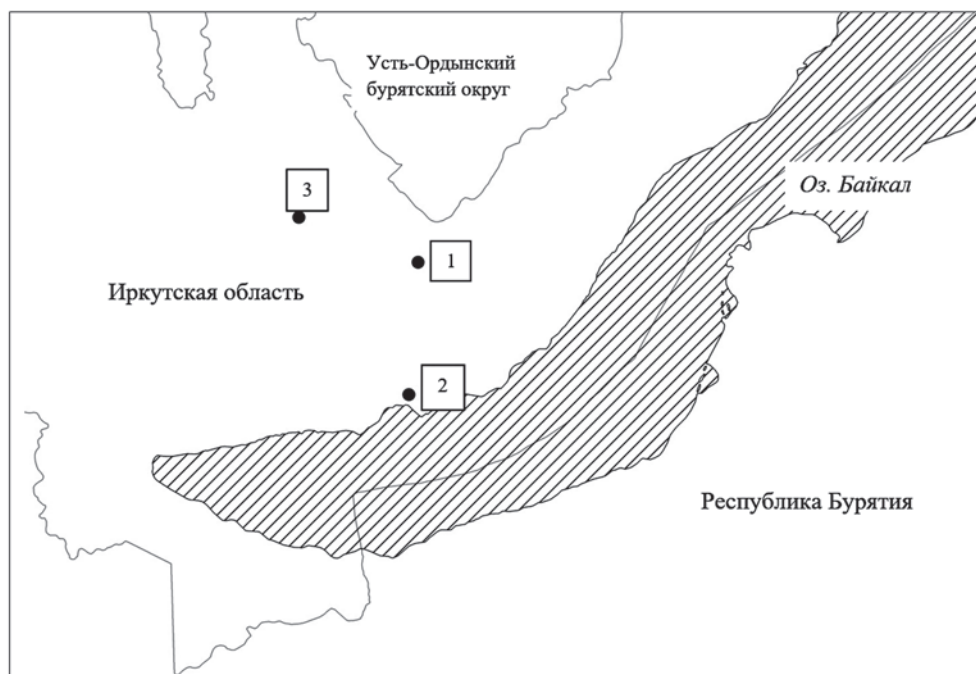


Рисунок 1. Точки находок клещей *H. japonica douglasi* в Иркутском районе Иркутской области (2013, 2020 гг.): 1. Голоустненский тракт, пойма р. Солонянки; 2. Байкальский тракт, окрестности пос. Никола; 3. Качугский тракт, окрестности СХТ «Мечта».

Figure 1. Findings of *H. japonica douglasi* ticks in Irkutsk district of the Irkutsk Region (2013, 2020): 1. Goloustninsky road, the valley of Solonyanka river; 2. Baikalsky highway, Nikola village neighborhood; 3. Kachugsky road, vicinity of horticultural partnership “Mechta”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вершинин Е.А., Мельникова О.В., Морозов И.М. 2014. Клещи рода *Haemaphysalis* в южной части Прибайкалья. Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология» 8: 92–95. [Vershinin E.A., Mel'nikova O.V., Morozov I.M. 2014. *Haemaphysalis* ticks in the southern part of Pribaikalie. The Bulletin of Irkutsk State University. Series "Biology. Ecology" 8: 92–95. (in Russian)].
- Волков В.И., Востриков Л.А., Федулова Л.И. 1969. О значении птиц в прокормлении иксодовых клещей в Хабаровском крае. V симпозиум по изучению роли перелетных птиц в распространении арбовирусов (тез. докл.), Новосибирск, 20. [Volkov V.I., Vostrikov L.A., Fedulova L.I. 1969. About the importance of birds in Ixodid ticks feeding in Khabarovsk krai. The V-th symposium to investigate the role of migrating birds in the Arboviruses distribution. (in Russian)].
- Колонин Г.В. 1987. Иксодовые клещи (Сем. Ixodidae). Насекомые и клещи Дальнего Востока, имеющие медико-ветеринарное значение. Л., Наука, 195–216. [Kolonin G.V. 1987. Ixodid ticks (Fam. Ixodidae). Insects and ticks of the Far East, being of medical and veterinary importance. Leningrad, Nauka, 195–216. (in Russian)].
- Леонова Г.Н. 2020. Клещевой энцефалит в Дальневосточном очаговом регионе евразийского континента. Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии 97(2): 150–158. [Leonova G.N. 2020. Tick-borne Encephalitis in the Far East Focal Region of the Eurasian Continent. Journal of microbiology, epidemiology and immunobiology 97(2): 150–158. (in Russian)]. DOI: <https://doi.org/10.36233/0372-9311-2020-97-2-150-158>
- Лубова В.А., Леонова Г.Н., Шутикова А.Л. 2020. Роль иксодовых клещей в циркуляции возбудителей клещевых инфекций на юге Дальнего Востока. Экология человека 2: 58–64. [Lubova V.A., Leonova G.N., Shutikova A.L. 2020. Role of Ixodic Ticks in Circulation of Tick-Borne Infections in the South of the Far East. Ekologiya cheloveka 2: 58–64.]. DOI: 10.33396 / 1728-0869-2020-2-58-64
- Опыт создания карты иксодовых клещей Азиатской России. 1974. / отв. редактор Б.Б. Прохоров. Иркутск, 84 с. [Experience of creating the map of ticks of Russian part of Asia. 1974. / Ed B.B. Prohorov. Irkutsk, 84 pp. (in Russian)].
- Померанцев Б.И. 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae). Фауна СССР. Паукообразные; IV (2). М., Л., Изд-во Академии Наук СССР, 224 с. [Pomerantzev B.I. 1950. Fauna of the USSR. Arachnida. 4 (2). Ixodid Ticks (Ixodidae). Acad. Sci. USSR. Moscow, Leningrad, 224 pp. (in Russian)].
- Рар В.А., Епихина Т.И., Пуховская Н.М., Высочина Н.П., Иванов Л.И. 2013. Генетическое разнообразие бактерий из семейства Anaplasmataceae, обнаруженных у клещей рода *Haemaphysalis* и *Dermacentor* на территории Дальнего Востока. Молекулярная генетика, микробиология и вирусология 2: 16–21. [Rar V.A., Epikhina T.I., Pukhovskaya N.M., Vysochina N.P., Ivanov L.I. 2013. The genetic diversity of Anaplasmataceae bacteria detected in *Haemaphysalis* and *Dermacentor* ticks on the territory of Far East. Molekulyarnaya Genetika, Mikrobiologiya i Virusologiya 2: 16–21. (in Russian)].
- Рябицев В.К. 2014. Птицы Сибири: справочник-определитель: в 2 т. Москва, Екатеринбург, Кабинетный учёный. [Ryabitsev V.K. 2014. Birds of Siberia: Field Guide: 2 V. Moscow, Ekaterinburg, Armchair Scientist. (in Russian)].
- Филиппова Н.А. 1997. Иксодовые клещи подсем. Ambliominae. (Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные; IV (5)). СПб., Наука, 436 с. [Filippova N.A. 1997. Ixodid ticks of subfamily Ambliominae. (Fauna of Russia and neighboring countries. Arachnoidea, IV (5)). St. Petersburg, "Nauka" Publishing house, 436 pp. (in Russian)].
- Цапко Н.В. 2020. Список видов иксодовых клещей (Acari: Ixodidae) России. Паразитология, 54 (4): 341–352. [Tsapko N.V. 2020. A checklist of the ticks (Acari: Ixodidae) of Russia. Parazitologiya 54 (4): 341–352. (in Russian)]. DOI: 10.31857/S1234567806040069

- Чунихин С.П. 1991. Кleshевой энцефалит. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 3: 52–54.
[Chunihin S.P. 1991. Tick-borne encephalitis. Medicinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni 3: 52–54.
(in Russian)]
- Jongejan F., Uilenberg G. 2004. The global importance of ticks. Parasitology 129: S3–S14. DOI: 10.1017/S0031182004005967
- Nakao M., Ito T. 2014. *Haemaphysalis japonica*, *Haemaphysalis jezoensis* and “*Haemaphysalis douglasi*” (Acari: Ixodidae): Which tick is distributed in Hokkaido? Med. Entomol. Zool. V. 65 (1): 33–35. DOI: 10.7601/mez.65.33
- Pukhovskaya N.M., Morozova O.V., Vysochina N.P., Ivanov L.I. 2018. Tick-borne encephalitis virus in arthropod vectors in the Far East of Russia. Ticks Tick Borne Dis. 9 (4): 824–833. doi: 10.1016/j.ttbdis.2018.01.020

FINDINGS OF TICKS *HAEMAPHYSALIS JAPONICA DOUGLASI*
NUTTALL ET Warburton, 1915 (Acari, Ixodidae)
IN IRKUTSK SURROUNDINGS

E. A. Vershinin, O. V. Mel'nikova

Keywords: *Haemaphysalis* ticks, *H. japonica douglasi*, Irkutsk Region

SUMMARY

The genus *Haemaphysalis* includes 168 tick species recorded in Europe, Asia, Africa and Australia. Within the Russian Federation 15 species of *Haemaphysalis* genus are endemic to different forested habitats in the south of European part and south of the Far East. *H. japonica* tick is common in Japan and on the continental part of South-Eastern Asia, including the Russian Maritime Territory. The continental population is referred to the subspecies *H. japonica douglasi*. In Russia it is common in Amur Region and Primorye. This communication is devoted to five findings of the tick in Irkutsk region (East Siberia). The findings were recurrent during the same season and the same route, suggesting the idea of micropopulations of *H. japonica douglasi* existing in our region.