

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ПАРАЗИТОЛОГИЯ

ТОМ 57

2023

ВЫПУСК 4



СОДЕРЖАНИЕ

Том 57, № 4, 2023

- Блохи рода *Xenopsylla* (Siphonaptera; Pulicidae)
как переносчики в природных очагах чумы 267
Медведев С. Г., Вержуцкий Д. Б., Котти Б. К.
- Феномен присасывания и питания голодных клещей (Ixodoidea)
на сытых и питающихся особях своего или чужого видов: проблемы терминологии 310
Успенский И. В.
- Секрет дермальных желез водяных клещей (Acariformes, Parasitengonina, Hydrachnidia)
и его структурные характеристики 319
Шатров А. Б.
- Неполная фрагментация гигантских ядер тегумента у акантелл скребня
Acanthocephalus tenuirostris (Palaeacanthocephala, Echinorhynchida) 337
Давыденко Т. В., Никишин В. П.
- О расширении границы ареала *Polyplax hannswrangeli* Eichler, 1952 (Anoplura)
в Западной Сибири 344
Стариков В. П., Кравченко В. Н., Вершинин Е. А., Володин О. Ю.
- Памяти Марии Кирилловны Станюкович (30.01.1960 – 28.05.2023) 350
Редколлегия журнала «Паразитология», Медведев С. Г.

CONTENTS

Vol. 57, No. 4, 2023

Species of the genus <i>Xenopsylla</i> (Siphonaptera; Pulicidae) as vectors of plague infection in its natural foci	267
<i>Medvedev S. G., Verzhutsky D. B., Kotti B. K.</i>	
The phenomenon of attachment and feeding of unfed ticks (Ixodoidea) on fed and feeding specimens of the same or different species: terminological issues	310
<i>Uspensky I. V.</i>	
Secretion of dermal glands in freshwater mites (Acariformes, Parasitengonina, Hydrachnidia) and its structural characteristics	319
<i>Shatrov A.B.</i>	
Incomplete fragmentation of giant tegument nuclei in <i>Acanthocephalus tenuirostris</i> (Palaeacanthocephala, Echinorhynchida)	337
<i>Davydenko T. V. , Nikishin V. P.</i>	
On the expansion of the range of <i>Polyplax hannswrangeli</i> Eichler, 1952 (Anoplura) in Western Siberia	344
<i>Starikov V. P. , Kravchenko V. N. , Vershinin E. A. , Volodina O.Yu.</i>	
In memoriam of Maria Stanyukovich (30.01.1960–28.05.2023)	350
<i>Editorial Board of "Parazitologia", Medvedev S. G.</i>	

УДК 576.895.775:574.9/579.842.23

БЛОХИ РОДА *XENOPSYLLA* (SIPHONAPTERA; PULICIDAE) КАК ПЕРЕНОСЧИКИ В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ЧУМЫ

© 2023 г. С. Г. Медведев^{а*}, Д. Б. Вержуцкий^{б**},
Б. К. Котти^{с, д***}

^а Зоологический институт РАН,

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

^б Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,

ул. Трилисера, 78, Иркутск, 664047 Россия

^с Северо-Кавказский федеральный университет,

ул. Пушкина, 1, Ставрополь, 355009 Россия

^д Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора,

ул. Советская, 13, Ставрополь, 355035 Россия

*e-mail: smedvedev@zin.ru; sgmed@mail.ru

**e-mail: verzh58@rambler.ru

***e-mail: boris_kotti@mail.ru

Поступила в редакцию 01.07.2023 г.

После доработки 01.07.2023 г.

Принята к публикации 01.07.2023 г.

В обзоре проанализированы особенности распространения, паразито-хозяинные связи и значение как переносчиков чумы блох рода *Xenopsylla* (Pulicidae). Рассмотрены пространственное распространение очагов чумы в мире и роль отдельных видов этого рода в энзоотии возбудителя в разных регионах планеты. Показано, что из 255 известных природных очагов чумы мира, с независимой циркуляцией чумного микроба, в 114 очагах единственными основными переносчиками или входящими в пул основных переносчиков являются блохи рода *Xenopsylla*. К настоящему времени для 21 вида этого рода установлена естественная инфицированность в природе, из них 17 видов играют роль основных переносчиков патогена. В очагах чумы на территории Африки и Юго-Восточной Азии наибольшее значение в эпизоотическом процессе имеют блохи *X. cheopis*.

Ключевые слова: блохи, Siphonaptera, переносчики возбудителя чумы, таксономическое разнообразие, *Xenopsylla*

DOI: 10.31857/S0031184723040014, EDN: KGUMAO

Особенности жизненного цикла, характер паразито-хозяинных отношений, высокоэффективная передача патогена и всесветное распространение ряда видов определяют большое значение рода *Xenopsylla* в циркуляции чумного микроба в различных природных очагах чумы мира.

Данная статья является очередной в серии публикаций, посвященных анализу особенностей видов блох – активных переносчиков возбудителя чумы. В предыдущих работах (Котти, Жильцова, 2019; Медведев и др., 2019а, б; Медведев, Вержуцкий, 2019; Медведев и др., 2020, 2021, 2022а, б, с; Вержуцкий и др., 2021) рассмотрены видовой состав, распространение, биоценотические связи и эпизоотологическое значение представителей родов *Citellophilus*, *Oropsylla*, *Rhadinopsylla*, *Neopsylla*, *Frontopsylla*, *Paradoxopsyllus*. В настоящее время род *Xenopsylla* известен по 85 видам и подвидам. Развернутая характеристика данного рода, зоогеографический анализ и его паразито-хозяинные связи в целом опубликованы нами ранее (Медведев и др., 2022б). В указанной статье также рассмотрено эпизоотологическое значение в отношении чумной инфекции у представителей рода из Восточной Палеарктики, паразитирующих на песчанках. Настоящая работа посвящена не вошедшим в предыдущую статью видам и роли представителей рода *Xenopsylla* в природных очагах чумы мира в целом.

Сем. Pulicidae имеет происхождение из Африки, откуда и началось распространение его представителей по другим континентам (Медведев, 1996, 2009). Видовая дивергенция рода *Xenopsylla* обусловлена коэволюционными отношениями со столь разнообразной группой грызунов, как песчанки. Предполагается, что в четвертичный период имели место продолжительные регрессии мирового океана, на прибрежных равнинах формировались саванноподобные ландшафты. Такие ландшафты, вероятно, и обеспечили возможность расселения хозяев и блох рода *Xenopsylla* из Африки в восточном направлении и их дальнейшей эволюционной дифференциации. Следствием этого оказалось возникновение и такого вида грызунов, как индийская песчанка (*Tatera indica* (Hardwicke, 1807)) с ее специфической паразитофауной, включая блоху *Xenopsylla astia* Rothschild, 1911.

Можно предположить, что блохи *X. astia* были предковой формой для видов группы "cheopis", освоившей Индокитай и Тихоокеанский регион, где они в настоящее время представлены *X. australiaca* Mardon et Dunnet, 1971 в Австралии, *X. nesiotes* (J. et R., 1908) на островах Зондского архипелага и *X. papuensis* (Jord., 1933) в Новой Гвинее. Вероятно, еще один вид – *X. vexabilis* – первоначально сформировавшийся в Индокитае на бандикотах, позднее, с человеком и крысами, проник на территорию Австралии, Западной Пацифики, Новой Зеландии и Гавайских островов (Иофф, 1941; Pollitzer, 1952; Hopkins, Rothschild, 1953; Медведев, 1996, 2009; Сунцов, Сунцова, 2013).

**ВИДЫ БЛОХ РОДА *XENOPSYLLA* КАК ПЕРЕНОСЧИКИ ЧУМНОЙ ИНФЕКЦИИ
В ЕЕ ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ**

1. Группа видов “*brasiliensis*”

X. angolensis Ribeiro, 1975

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Южная Африка – Ангола.

Хозяева: сумчатые мыши сем. *Nesomyidae* из рода *Saccostomus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. bechuanae De Meillon, 1947

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: южноафриканская сумчатая мышь (*Saccostomus campestris* Peters, 1846) из сем. *Nesomyidae*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. brasiliensis (Baker, 1904)

Космополитический тип ареала. Ареал: Африка к югу от Сахары, Передняя и Южная Азия, Южная Америка.

Хозяева: среди основных указаны красная скальная крыса (*Aethomys chrysophilus* (De Winton, 1897)), абиссинская травяная мышь (*Arvicanthis abyssinicus* (Ruppell, 1842)), натальская мышь (*Mastomys natalensis* (A. Smith, 1834)), короткоухая песчанка, или песчанка-намаква (*Desmodillus auricularis* (A. Smith, 1834)), черная крыса (*Rattus rattus* L., 1758). Отмечался также на крысе Кайзера (*Aethomys kaiseri* (Noack, 1887)) и полосатой травяной мыши (*Lemniscomys griselda* (Thomas, 1904)). Имелись случайные находки на карликовой мыши (*Mus minutoides* A. Smith, 1834), домовый мыши (*Mus musculus* L., 1758), рыженосой крысе (*Oenomys hypoxanthus* (Pucheran, 1855)), полосатой мыши (*Rhabdomys pumilio* (Sparmann, 1784)), южноафриканской сумчатой мыши, чернохвостой древесной крысе (*Thallomys nigricauda* (Thomas, 1882)). Блохи этого вида встречены также на кустарниковой белке Смита (*Paraxerus cepapi* (A. Smith, 1836)) и охристой белке (*P. ochraceus* (Huet, 1880)); среди соневых – на саванной соне (*Graphiurus murinus* (Desmarest, 1822)). Имеются сборы с хищных: гиеновых (*Hyaenidae*) – полосатой гиены (*Hyaena hyaena* L., 1758) и мангустовых (*Herpestidae*) – желтого мангуста (*Cynictis penicillata* (G. Cuvier, 1829)).

В Национальном парке Крюгера в Южно-Африканской Республике при очесе 46 красных скальных крыс с 31 особи было собрано 170 блох *Xenopsylla brasiliensis* (Braack et al., 1996). В Южной Африке, при осмотре 136 особей хищных домашних и диких млекопитающих, с тигровой генетты (*Genette tigrina* (Schreber, 1776)) были сняты пять блох этого вида (Ногас et al., 2004). В Восточной Африке (Уганда) данный

вид паразитировал на широком спектре мелких млекопитающих, хотя массово отмечен только на черной крысе, нилотской травяной мыши (*Arvacanthis niloticus* (Desmarest, 1822)) и на многососковых мышах рода *Mastomys* (Moore et al., 2015).

Показано, что блоха *X. brasiliensis* способна к активной жизнедеятельности в условиях жаркого и сухого климата, блохи этого вида продолжают питаться и размножаться даже при постоянной влажности воздуха 51% (Pollitzer, 1952).

Естественная инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумой особи этого вида найдены на мышинных в природе в Африке, Индии, Южной и Центральной Америке (Ралль, 1958; Гончаров и др., 2013; Слудский, 2014). В Южно-Африканской Республике эта блоха входит в число 10 видов, найденных инфицированными чумой в природе (Van Der Mescht, Matthee, 2017). В очагах чумы Центральной и Северной Анголы, вместе с *X. cheopis*, паразитируя на многососковых мышах рода *Mastomys*, является одним из двух основных переносчиков чумы (A.J. et M.A. Gracio, 2011).

X. cornigera Smit, 1956

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Центральная Африка.

Хозяева: песчанки рода *Gerbilliscus* (= *Tatera*) и саванная соня.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. crinita Jordan et Rothschild, 1922

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: в качестве основного хозяина указывалась гамбийская крыса (*Cricetomys gambianus* Waterhouse, 1840). Зарегистрированы встречи этого вида на черной крысе.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. georychi (C. Fox, 1914)

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Южная Африка – Ангола.

Хозяева: африканская скальная (*Aethomys bocagei* (Thomas, 1904)) и черная крысы.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. graingeri Smit, 1956

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Кения.

Хозяева: акациевые крысы рода *Thallomys*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. jorgei Ribeiro, 1975

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Южная Африка – Ангола.

Хозяева: полосатые мыши и песчанки рода *Gerbilliscus* (= *Tatera* s.l.).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. hamula Jordan, 1925

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка – Капская провинция.

Хозяева: соневые (Gliridae) – саванная соня (*Graphiurus murinus* (Desmarest, 1822)) и мышинные – зарослевые крысы рода *Thamnomys*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. morgandaviesi Hubbard, 1963

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Танзания.

Хозяева: мышинные родов *Acomys*, *Lemniscomys* и *Praomys*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. mulleri De Meillon, 1947

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка – пустыня Калахари.

Хозяева: песчанки рода *Gerbilliscus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. raybouldi Hubbard, 1963

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Танзания.

Хозяева: песчанки рода *Gerbilliscus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. sarodes sarodes Jordan, 1937

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Кения и Танзания.

Хозяева: южноафриканская сумчатая мышь.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. sarodes serengetiensis Hubbard, 1963

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Кения и Танзания.

Хозяева: незомииды из рода *Saccostomus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. sarodes manyarensis Hubbard, 1963

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Кения и Танзания.

Хозяева: незомииды из рода *Saccostomus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. scopulifer (Rothschild, 1905)

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: красная скальная и гамбийская крыса, а также южноафриканская сумчатая мышь.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. syngenis Jordan, 1937.

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: натальская и южноафриканская сумчатые мыши.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. robertsi Jordan, 1936

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Кения.

Хозяева: полосатая травяная мышь (*Lemniscomys striatus* (L., 1758)), отмечался также на черной крысе.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. torta (Jordan et Rothschild, 1908)

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Центральная и Восточная Африка – Заир и Мозамбик.

Хозяева: гамбийские хомяковые крысы рода *Cricetomys*, красная скальная крыса и натальская мышь.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. trifaria De Meillon, 1930

Капско-Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Западная и Южная Африка.

Хозяева: короткоухая песчанка, южноафриканская песчанка (*Gerbillurus paeba* (A. Smith, 1836)), песчанки рода *Gerbilliscus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. zumpti Haeselbarth, 1963

Капский тип ареала. Ареал: Центральная Африка.

Хозяева: мышиные – крысы родов *Aethomys*, *Thallomys* и *Thamnomys*; беличьи рода *Paraxerus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

2. Группа видов "*cheopis*"

X. acomydis Peus, 1977

Восточносредиземноморский тип ареала. Ареал: Передняя Азия – остров Кипр.

Хозяева: кипрская (*Acomys nesiotus* (Peus, 1977)) и каирская (*Acomys cahirinus* (É. Geoffroy, 1803)) мыши.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. aequisetosa (Enderlein, 1901)

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Западная (Нигерия) и Восточная (Кения) Африка.

Хозяева: основной хозяин гамбийская крыса. Кроме того, собран с косматого хомяка (*Lophiomys imhausii* Milne-Edwards, 1867) и сервала (*Felis serval* (Schreber, 1776)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не обнаружено.

X. astia Rothschild, 1911

Широкий Западно-Центральнопалеарктическо-Индомалайский, или Турано-Ирано-Сахаро-Аравийско-Индийский тип ареала. Ареал: Южная (Индия, Шри-Ланка) и Передняя Азия (Саудовская Аравия, Ирак, Оман, Палестина, Пакистан, Иран и Ирак) и Юго-Восточная (Бирма, Индокитай, Ява) Азия, Северо-Восточная Африка.

Высказано мнение, что эта блоха через транспортировку на кораблях успешно интродуцировалась в порты на восточном побережье Африки (Pollitzer, 1952).

Хозяева: индийская песчанка, но может встречаться на многих мелких млекопитающих, включая синантропных крыс. Способна переживать длительные периоды жаркой и сухой погоды, но чувствительна к сильным перепадам температуры и влажности, что и ограничивает ее возможности к более широкому расселению (Иофф, 1941). На Цейлоне этот вид зарегистрирован на высотах до 5 тысяч футов (1524 м) над ур. м. (Pollitzer, 1952).

Инфицированность возбудителем чумы: в Индии на мышинных (Ралль, 1958; Гончаров и др., 2013; Слудский, 2014; Атлас..., 2022).

В начале прошлого столетия, при изучении особенностей эпидемических чумных проявлений в Индии, было выявлено, что на некоторых участках, где численность блох даже выше, чем на соседних, заболеваемость людей находилась на существенно меньшем уровне. При более тщательном изучении проблемы установили, что на таких участках высокая плотность блох создавалась за счет блохи *X. astia*, а численность *X. cheopis* была минимальна. В порту Коломбо на Цейлоне (современная Шри-Ланка)

за 11 лет наблюдения (с 1918 по 1929 гг.) в зоне площадью 91 га, где отмечалась высокая численность *X. cheopis*, среди населения выявлено 2.26% больных чумой, здесь же обнаружены 373 инфицированных крысы. На прилегающем участке площадью 1750 га, где почти полностью доминировала *X. astia*, было найдено лишь 0.09% заболевших среди местного населения и найдено 39 чумных крыс. Первоначально предполагали, что такая разница вызвана только редкостью нападения *X. astia* на человека, по сравнению со вторым видом. Но при проведении экспериментальных работ, была выявлена принципиально меньшая эффективность *X. astia*, как переносчика чумы (в среднем 17% передач возбудителя при индивидуальном кормлении на лабораторных животных), как переносчика чумы, в сравнении с *X. cheopis* (в среднем 40%), что, по всей видимости, и определило столь существенное снижение заболеваемости людей в тех районах, где встречалась только *X. astia*. Считается, что в Индии местность может стать эндемичной по чуме, если индекс обилия *X. cheopis* на крысах превышает 1.0. Для *X. astia* данный показатель должен быть выше 6.0 (Goyle, 1927, 1928; Иофф, 1941).

X. australiaca Mardon et Dunnet, 1971

Трансавстралийский тип ареала. Ареал: Австралия.

Хозяева: домовая мышь, мыши *Notomys alexis* Thomas, 1922, *N. cervinus* (Gould, 1851) и *N. mitchellii* (Ogilby, 1838), *Pseudomys albocinereus* (Gould, 1845), черная крыса и скальная крыса (*Zyzomys argurus* (Thomas, 1889)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. bantorum Jordan, 1938

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Уганда.

Хозяева: основные – крысы Кайзера и черная, абиссинская травяная и натальская мыши, песчанка *Gerbillus famulus* Verbury et Thomas, 1895; азиатская домовая многозубка (*Suncus murinus* (L., 1766)) из сем. Soricidae, кротовые крысы (*Tachyoryctes splendens* (Ruppell, 1935)) из сем. Spalacidae.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. cheopis (Rothschild, 1903)

Космополитический тип ареала.

Хозяева: в целом отмечен на 68 видах млекопитающих и птиц из 23 семейств из 10 отрядов. К основным хозяевам относят мышей – нилотскую травяную и натальскую, мышь *Praomys albipes* (Rüppell, 1842), а также крыс – красную скальную, малую (*Rattus exulans* (Peale, 1848)), серую (*R. norvegicus* Berkentheut, 1769), туркестанскую (*Rattus pyctoris* (Hodgson, 1845)) и черную крысу *Arvicanthis somalicus* Thomas, 1902.

Ранее отмечалось, что вид в основном паразитирует на черной крысе, но может успешно жить и размножаться на ряде других видов крыс, и при этом в разных странах встречается на очень многих представителях млекопитающих (Иофф, 1941). При исследованиях в Маниле (Филиппины) зараженность серых крыс блохами *X. cheopis* в городе составила 24.2% (Eduardo, Mercado, 1981). В Восточной Африке – Уганде – данный вид паразитировал на широком спектре мелких млекопитающих, включая представителей родов *Arvicanthis*, *Mastomys*, *Aethomys*, *Crocidura* и ряда других. При этом нередко блохи *X. cheopis* отмечались в значительно больших количествах на других хозяевах, чем на черной крысе (Moore et al., 2015).

X. cheopis, являясь очень пластичным видом, широко распространился почти по всей доступной суше Земли, поднимаясь в Андах на высоту до 3 тыс. м над ур. м. Считается, что оптимум для жизнедеятельности данного вида находится на уровне 24°C при уровне влажности воздуха в 66%. Тем не менее, показано, что *X. cheopis* способна существовать в широком диапазоне температур и влажности (Иофф, 1941). В условиях лабораторных экспериментов продолжительность жизни питавшихся блох достигала 376 дней (Pollitzer, 1952).

Инфицированность возбудителем чумы: массовая инфицированность чумным микробом зарегистрирована в Евразии и Южной Америке на крысах рода *Rattus* (Слудский, 2014). В Южно-Африканской Республике входит в число 10 видов, найденных инфицированными чумой в природе (Van Der Mescht, Matthee, 2017). В очагах чумы Центральной и Северной Анголы, паразитируя на многососковых мышах рода *Mastomys*, вместе с *X. brasiliensis* является одним из двух основных переносчиков чумы (A.J. et M.A. Gracio, 2011).

После выявления ведущей роли блох в передаче чумного микроба, в первые же годы экспериментальных исследований была установлена высокая способность *X. cheopis* инфицироваться и эффективно передавать возбудителя здоровым животным. В дальнейшем блох *X. cheopis* стали широко использовать для проведения различных опытов по исследованию трансмиссии чумного микроба. Примерно с середины XX столетия во всем мире более половины всех экспериментальных работ по изучению взаимодействия блох с возбудителем чумы проведены именно с *X. cheopis*, ставшей эталонным объектом для подобных экспериментов (Perry, 2003; Hinnebush et al., 2016, 2017).

В первых подобных опытах было показано, что после заражающего кормления инфицировалось чумой 38% блох этого вида; эффективность передачи инфекции составила 20% (использовано 140 насекомых); заблокированные блохи обнаружены на 21-й день после заражения. Выявлено, что при температуре 18°C укус блохи становится инфекционным в сроки от 5-го до 31-го дня, в среднем на 21-й день после заражения

блохи (Eskey, Haas, 1940). В других опытах того периода (Wheeler, Douglas, 1941) инфицировалось 98% взятых в эксперимент блох, эффективность передачи составила 29% (использовано 49 насекомых). Многочисленные всесторонние исследования, проведенные со второй половины 40-х и до конца 50-х гг. прошлого века, подтвердили, что данный вид блох является высокоэффективным переносчиком инфекции. Первичная зараженность *X. cheopis* после заражающего кормления колебалась от 54 до 98%, способность к передаче чумного микроба варьировала от 6.4 до 7.2, уровень блокообразования – от 58 до 79% (Wheeler, Douglas, 1945; Burroughs, 1947; Holdenried, 1952; Kartman et al., 1958; Ващенко, 1984).

В исследованиях, опубликованных уже в начале нового тысячелетия, установлено, что зараженность блох этого вида после кормления на инфицированном животном колебалась от 75 до 100%, эффективность передачи варьировала от 13 до 45%, а уровень блокообразования в разных опытах оценивался от 2 до 38% (Engelthaler et al., 2000; Eisen et al., 2007; Lorange et al., 2005; Eisen et al., 2009).

X. dipodilli Smit, 1960

Восточно-Средиземноморский тип ареала. Ареал: Северная Африка – Египет, Передняя Азия – Иордания, Палестина и Йемен.

Хозяева: песчанки – Вагнера (*Dipodillus dasyurus* (Wagner, 1842)), Сундевалла (*Meriones crassus* Sundevall, 1842), королевская (*Meriones rex* Yerbury et Thomas, 1895), переднеазиатская, или малоазиатская (*Meriones tristrami* (Thomas, 1892)), и пушистохвостая (*Sekeetamys calurus* (Thomas, 1892)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. eridos (Rothschild, 1904)

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: крысы – *Parotomys brantsii* (A. Smith, 1840) и виды рода *Rattus*, песчанки – капская (*Gerbilliscus afra* (Gray, 1830)) и бушвельдская (*Gerbilliscus leucogaster* (Peters, 1852)).

Инфицированность возбудителем чумы: естественная зараженность выявлена у блох этого вида с болотных крыс рода *Otomys* в Африке, указанных ранее как хомяки в работе А.А. Слудского (2014). Следует отметить, что род *Otomys* относится к сем. Muridae и не имеет отношения к хомякам. В недавно опубликованном исследовании (Van Der Mescht, Matthee, 2017) упоминается, что в ЮАР эта блоха входит в число 10 видов, найденных инфицированными чумой в природе, и принимает активное участие в циркуляции возбудителя в естественных биотопах.

X. frayi De Meillon, 1937

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: бушвельдская песчанка и натальская мышь.

При сборах блох в Национальном парке Крюгера в Южно-Африканской Республике при очесе 46 бушвельдских песчанок с 23 особей было собрано 140 блох *X. frayi* (Braack et al., 1996).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. geldenhuysi De Meillon, 1949

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка – ЮАР (Зулуленд).

Хозяева: указаны представители рода *Tatera*

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. hipponax De Meillon, 1942

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: среди хозяев указывались гололапые песчанки и мыши – *Lemniscomys griselda*, натальская и южноафриканская сумчатая, а также скальные, или акацивые, крысы рода *Aethomys*.

Инфицированность возбудителем чумы: предположительно, является одним из двух основных переносчиков в очагах чумы Южной Анголы, где паразитирует на бушвельдской песчанке (A.J. et M.A. Gracio, 2011).

X. hussaini Sharif, 1930

Индийская подобласть. Ареал: Южная Азия – Индия (север).

Хозяева: индийская песчанка.

Инфицированность возбудителем чумы: информация по данному виду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

X. nesiotae (Jordan et Rothschild, 1908)

Малайский тип ареала. Ареал: Юго-Восточная Азия – Малайзия.

Хозяева: крыса *Rattus macleari* (Thomas, 1887).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. nesokiae Ioff, 1946

Турано-Иранский тип ареала. Ареал: Средняя Азия.

Хозяева: основной хозяин – пластинчатозубая крыса (*Nesokia indica* (Gray, 1830)). Известен с туркестанской крысы, песчанок – краснохвостой (*Meriones libycus* Lichtenstein, 1823) и полуденной (*M. meridianus* (Pallas, 1773)). Имеются сборы с хищных – камышового (*Felis chaus* (Guldenstaedt, 1776)) и степного (*Felis lybica* Forster, 1780) котов, а также обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* (L., 1758)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. nubica (Rothschild, 1903)

Палеарктическо-Восточноафриканский тип ареала. Ареал: Мавритания, Алжир, Тунис, Ливия, Египет, Синай, Ирак, Палестина, Сирия, Йемен, Иордания, Оман, Саудовская Аравия, Афганистан.

Хозяева: песчанки – *Gerbillus harwoodi* Thomas, 1901, *G. lowei* (Thomas et Hinton, 1923), *G. kempii* (Wroughton, 1906), египетская (*G. pyramidum* I. Geoffroy, 1825), бахромчатая (*G. robusta* (Greter, 1826)), *Taterillus gracilis* (Thomas, 1892); тушканчики – *Jaculus blanfordi* (Murray, 1884), египетский (*Jaculus jaculus* (L., 1758)), восточный (*Jaculus orientalis* Erxleben, 1777); мыши – *Praomys erythroleucus* (Temminck, 1853). Кроме того, отмечался еще на 16 видах из 11 родов грызунов и на 6 видах хищных родов *Vulpes*, *Felis*, *Ichneumia* и *Genetta*.

В Восточной Африке (Уганда) данный вид в небольшом числе встречался на широком спектре мелких млекопитающих из разных систематических групп, но массово отмечен только на песчанках – саванной (*Gerbilliscus validus* (Bocage, 1890)) и *Taterillus emini* (Thomas, 1892) (Moore et al., 2015).

Инфицированность возбудителем чумы: естественная зараженность чумой отмечена в Южной и Западной Африке (Ралль, 1958; Гончаров и др., 2013). Зараженные чумой блохи этого вида встречаются в Африке на представителях сем. Cricetidae (Гончаров и др., 2013; Слудский, 2014). В природных очагах чумы Восточной Африки, выявленных во втором десятилетии XX века, основным переносчиком первоначально считалась блоха *X. astia*. В связи с обнаружением в Индии низкой способности этого вида к передаче чумной инфекции, были проведены специальные исследования, установившие ошибочность определения вида и доказавшие присутствие на этой территории высокоэффективного переносчика – *X. nubica* (Иофф, 1941). В Уганде является одним из основных переносчиков чумы в очагах, связанных с песчанками рода *Tatera* (Moore et al., 2015).

X. occidentalis DeMeillon, 1938

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка – Намибия.

Хозяева: свистящие крысы (*Parotomys littledalei* Thomas, 1918).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. papuensis (Jordan, 1933)

Папуасский тип ареала. Ареал: Юго-Восточная Азия – Новая Гвинея.

Хозяева: мыши – каштановая (*Pogonomys macrourus* (Milne-Edwards, 1877) и домовая; крысы – мозаичнохвостые рода *Melomys* и рода *Rattus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. pestanai Ribeiro, 1975

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Южная Африка – Ангола.

Хозяева: мышиные – индийская гололапая песчанка, виды родов *Aethomys*, *Lemniscomys*, *Pelomys* и *Praomys*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. philoxera Hopkins, 1949

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: песчанки – Брантса (*Gerbilliscus brantsii* (A. Smith, 1836)) и бушвельдская. Кроме того, отмечалась на красной скальной крысе, полосатой и натальской мышях, обыкновенном землекопе (*Cryptomys hottentotus* (Lesson, 1826)) из сем. Bathyergidae и капской земляной белке (*Xerus inauris* (Zimmermann, 1780)) из сем. Scuridae. Блохи этого вида собраны также с африканского хорька (*Ictonyx striatus* (Perry, 1810)) (Mustelidae).

Зараженность возбудителем чумы: инфицированные чумным микробом насекомые найдены в Южной Африке (Ралль, 1958; Гончаров и др., 2013). Зараженные чумой блохи этого вида встречались в Африке на представителях сем. Cricetidae (Слудский, 2014). По более ранним материалам, представленным Д. Дэвисом (Davis, 1953), большинство природных очагов чумы в Южной Африке связаны с песчанкой Брантса как основным носителем инфекции, и ее наиболее массовой блохой *X. philoxera* как основным переносчиком чумного микроба. Этот же автор сообщает со ссылкой на более ранние исследования, что инфицированные чумой блохи этого вида сохраняли возбудителя до шести месяцев, после чего эффективно передавали чумной микроб здоровым животным. Указывалось, что блоха *X. philoxera* является одним из основных переносчиков чумы и в Южной Анголе, где она паразитирует на бушвельдской песчанке (A.J. et M.A. Gracio, 2011).

X. phyllomae De Meillon, 1934

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: паразитирует преимущественно на бушвельдской песчанке.

Инфицированность возбудителем чумы: инфицированные насекомые найдены в Южной Африке (Гончаров и др., 2013). Зараженные чумой блохи этого вида встречаются в Африке на представителях сем. Cricetidae (Слудский, 2014).

X. piriei Ingram, 1928

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: песчанки – короткоухая, капская и бушвельдская, натальская мышь.

Инфицированность возбудителем чумы: инфицированные насекомые найдены в Южной Африке (Гончаров и др., 2013). Зараженные чумой блохи этого вида встречаются в Африке на представителях сем. Cricetidae (Слудский, 2014).

X. silvai Ribeiro, 1975

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: песчанки рода *Gerbilliscus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. tanganyikensis Marcus, De Meillon et Davis, 1960

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: песчанки рода *Gerbilliscus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. versuta Jordan, 1925

Восточно-Африканско-Капский тип ареала. Ареал: Восточная и Южная Африка.

Хозяева: мышинные – скальная крыса намакуа (*Aethomys namaquensis* (A. Smith, 1834)) и рода *Otomys*, натальская мышь; беличьи – охристая белка и полосатые белки рода *Funisciurus*.

Инфицированность возбудителем чумы: инфицированные блохи *X. versuta* найдены в Юго-Западной Африке (Гончаров и др., 2013). В Африке зараженных чумой блох этого вида собирали с мышей рода *Rhabdomys* (Слудский, 2014). В ЮАР *X. versuta* включен в список из 10 видов, найденных инфицированными чумой в природе (Van Der Mescht, Matthee, 2017).

X. vexabilis Jordan, 1925

Малайско-Папуасско-Центральноавстралийский тип ареала. Ареал: Малайзия, Папуа, Австралия, Гавайи.

Хозяева: 17 видов из 10 родов, среди них крысы – пушистохвостая кроличья (*Conilurus penicillatus* (Gould, 1842)), *Leporillus apicalis* (Gould, 1853), *L. conditor* (Sturt, 1848), *Pseudomys australis* Gray, 1832, *Rattus fuscipes* (Waterhouse, 1839), *R. leucopus* (Gray, 1867), *R. sordidus* (Gould, 1858), *R. tunneyi* (Thomas, 1904), *R. villosissimus* (Waite, 1898) и серая. Кроме того, вид отмечался на гребнехвостых сумчатых мышах из сем. Dasyuridae: *Dasycercus cristicauda* (Krefft, 1867), *Dasyuroides byrnei* Spencer, 1896, *Dasyurus hallucatus* Gould, 1842, *Sminthopsis crassicaudata* (Gould, 1884). Имеются находки блох с большого бандикута (*Isoodon macrourus* (Gould, 1842)) из сем. Peramelidae (Бандикутовые).

Инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумой блохи этого вида встречаются на Гавайских островах на крысах – *Rattus hawaiiensis* и черной (Гончаров и др., 2013; Слудский, 2014).

3. Группа видов “*conformis*”

X. blanci Smit, 1957

Западнопалеарктический, Средиземноморский тип ареала. Ареал: Северная Африка – Марокко и Алжир.

Хозяева: песчанки – североафриканская (*Gerbillus campestris* Levaillant, 1857), карликовая (*G. gerbillus* (Olivier, 1800)), египетская, Сундевалла, краснохвостая, марокканская (*Meriones grandis* Cabrera, 1907) (Beaucournu, Launay, 1990).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. buxtoni Jordan, 1949

Центральнопалеарктический, Турано-Иранский тип ареала. Ареал: Передняя Азия – Иран (север).

Хозяева: песчанки – переднеазиатская (*Meriones tristrami* Thomas, 1892) и краснохвостая.

Инфицированность возбудителем чумы: блохи данного вида, зараженные чумным микробом, регистрировались в Иране (Гончаров и др., 2013). Имеются находки инфицированных чумной инфекцией блох этого вида в природе в Евразии на песчанках (Слудский, 2014). Более полная информация по данному виду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

X. conformis conformis (Wagner, 1903)

Центральнопалеарктический, Центральноазиатско-Турано-Иранский тип ареала. Ареал: Заволжье, Северо-Западный Прикаспий, Средняя Азия, Закавказье, Афганистан, Иран и Внутренняя Монголия.

Хозяева: отмечен на 71 видах хозяев, включая восемь видов из восьми родов из восьми семейств птиц. Основные хозяева: песчанки – краснохвостая и тамарисковая (*Meriones tamariscinus* (Pallas, 1773)), а также обыкновенный емуранчик (*Stylodipus telum* (Lichtenstein, 1823)).

Кроме того, блохи *X. c. conformis* регулярно встречаются на хомячках – монгольском (*Allocricetulus curtatus* (G.M. Allen, 1925)), Эверсмана (*A. evermanni* (Brandt, 1859)), сером (*Cricetulus migratorius* (Pallas, 1773)) и крысовидном (*Tscherskia triton* (de Winton, 1899)). Вид отмечался также на обыкновенной слепушонке (*Ellobius talpinus* (Pallas, 1770)), желтой пеструшке (*Eolagurus luteus* (Eversmann, 1840)) и многих видах песчанок – Чизмана (*Gerbillus cheesmani* Thomas, 1919), Вагнера, белуджистанской (*Gerbillus nanus* Blanford, 1885), Зарудного (*Meriones zarudnyi* Heptner, 1927), *M. chengi* Wang, 1964, персидской (*M. persicus* (Blanford, 1875)), когтистой, или монгольской (*M. unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867)), Сундевалла, краснохвостой, полуденной и тамарисковой.

Инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумным патогеном блохи этого вида в природе были собраны с песчанок рода *Meriones* (Гончаров и др., 2013; Слудский, 2014). Более полная информация по данному подвиду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

X. conformis mycerini (Rothschild, 1904)

Западно-Средиземноморско-Сахаро-Аравийский тип ареала. Ареал: Северная Африка – Алжир, Тунис и Сирия.

Хозяева: 19 видов из 10 родов 4 семейств грызунов. Среди них песчанки – североафриканская, Вагнера, карликовая, белуджистанская, египетская, Сундевалла, краснохвостая, королевская, переднеазиатская, жирнохвостая (*Pachyuromys duprasi* Lataste, 1880), дневная (*Psammomys obesus* Cretzschmar, 1828), пушистохвостая. Кроме того, блох этого вида собирали с египетского тушканчика, мышей – каирской, домовой, нательской и *Acomys dimidiatus* (Cretzschmar, 1826), а также серой крысы.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. conformis coppensi Beaucournu, Houin et Rodhain, 1970

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Эфиопия.

Хозяева: чернохвостая песчанка.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. cunicularis Smit, 1957

Западнопалеарктический, Западноевропейский тип ареала. Ареал: Испания.

Хозяева: европейский кролик (*Oryctolagus cuniculus* (L., 1758)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. gerbilli gerbilli (Wagner, 1903)

Туранский тип ареала. Ареал: Средняя Азия – Туркмения и Узбекистан, а также Передняя Азия – Иран.

Хозяева: основной хозяин – большая песчанка (*Rhombomys opimus* (Lichtenstein, 1823)). Кроме того, отмечен еще на 15 видах из 11 родов, включая хищных рода *Vulpes* и *Vormela*, и на трех видах птиц рода *Oenanthe*. Вид регистрировался на песчанках – тамарисковой и Зарудного; тушканчиках – малом (*Allactaga elater* (Lichtenstein, 1825)) и Северцова (*A. severtzovi* Vinogradov, 1925); сусликах – тонкопалом (*Spermophilopsis leptodactylus* (Lichtenstein, 1823)) и желтом (*Spermophilus fulvus* (Lichtenstein, 1823)).

Инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумой блохи этого вида встречаются в Евразии на большой песчанке и видах рода *Meriones* (Слудский, 2014). Более

подробная информация по данному подвиду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

X. gerbilli caspica Ioff, 1950

Туранский тип ареала. Ареал: Средняя Азия (Туркмения и Узбекистан).

Хозяева: отмечался на каменке-плясунье (*Oenanthe isabellina* (Temminck, 1829)) и тонкопалом суслике.

Инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумой блохи этого вида отмечались на территории Евразии на большой песчанке и видах рода *Meriones*. (Слудский, 2014). Более полная информация по данному подвиду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б)

X. gerbilli minax Jordan, 1926

Туранский тип ареала. Ареал: Средняя Азия, Казахстан, Китай.

Хозяева: основной хозяин – большая песчанка. Кроме того, блохи этого подвида встречены еще на 13 видах грызунов из девяти родов, включая серого хомячка, песчанок – краснохвостой, полуденной, тамарисковой и монгольской; тушканчика-прыгуна (*Allactaga sibirica* (Forster, 1778)); мышей – европейской (*Apodemus sylvaticus* (L., 1758)) и домово́й. Блохи подвида обнаружены и в гнездах пустынной каменки (*Oenanthe deserti* (Temminck, 1825)), каменки-плясуньи, а также на представителях хищных млекопитающих родов *Vulpes* и *Mustela*.

Инфицированность возбудителем чумы: естественная зараженность блох подвида отмечена в Прибалхашье и в Китае (Гончаров и др., 2013). Зараженные чумой блохи этого вида встречаются в Евразии на большой песчанке и видах рода *Meriones* (Слудский, 2014). Подробная информация по данному подвиду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

X. hirtipes Rothschild, 1913

Туранско-Центральноазиатский тип ареала. Ареал: Средняя Азия, Казахстан и Китай – Синьзянь-Уйгурский автономный район.

Хозяева: большая песчанка и многие другие мелкие млекопитающие, обитатели пустынных биотопов Средней и Центральной Азии.

Инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумой блохи этого вида встречались в Евразии на видах рода *Meriones* и большой песчанке (Слудский, 2014). Более полная информация по данному виду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б)

X. magdalinae Ioff, 1935

Туранский тип ареала. Ареал: Средняя Азия и Китай.

Хозяева: афганская (*Ellobius fuscocapillus* Blyth, 1841) и обыкновенная слепушонки. Отмечался на хомячке Эверсмана и пластинчатозубой крысе.

Инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумным микробом блохи найдены в Узбекистане (Гончаров и др., 2013) и в других регионах Евразии (Слудский, 2014).

X. nuttalli Ioff, 1930

Туранский тип ареала. Ареал: Средняя Азия – Туркмения.

Хозяева: большая песчанка, суслики – желтый и тонкопалый.

Инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумным микробом блохи обнаружены в Туркмении (Гончаров и др., 2013) и в других регионах Евразии на большой песчанке (Слудский, 2014). Более развернутая информация по этому виду представлена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

X. persica Ioff, 1946

Турано-Иранский тип ареала. Ареал: Туркмения и Афганистан.

Хозяева: персидская песчанка и обыкновенная лисица.

Инфицированность возбудителем чумы: информация по данному виду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

X. taractes Jordan et Rothschild, 1913

Сахаро-Аравийский тип ареала. Ареал: Северная Африка – Тунис, Алжир, Ливия и Египет.

Хозяева: песчанки – Шоу (*Meriones shawi* (Duvernoy, 1842)), краснохвостая, жирнохвостая, североафриканская и карликовая (*Gerbillus gerbillus* (Olivier, 1800)), а также восточный тушканчик.

Инфицированность возбудителем чумы: предполагается, что данный вид, паразитируя на песчанках, является одним из основных переносчиков чумы в ряде очагов Северной Африки (Атлас..., 2022).

X. tarimensis Yu Xin et Wang Dwenching, 1979

Центральноазиатский тип ареала. Ареал: Китай – Синьцзян-Уйгурский автономный район.

Хозяева: тушканчики – мохноногий (*Dipus sagitta* (Pallas, 1773) и длинноухий (*Euchoreutes naso* (Sclater, 1891)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. ramesis (Rothschild, 1904)

Западносредиземноморский-Сахаро-Аравийский тип ареала. Ареал: Северная Африка – Мавритания, Западная Сахара, Марокко, Алжир, Тунис, Ливия, Египет; Передняя Азия – Иордания, Ливан, Сирия и центральная часть Турции.

Хозяева: песчанки – дневная, египетская, карликовая, краснохвостая, Сундевалла, белуджистанская, жирнохвостая, пушистохвостая и Шоу, а также *Meriones shawi*; тушканчики – восточный, мыши – домовая и европейская. Блох собирали с хищных – камышового и степного котов, и ласки (*Mustela nivalis* L., 1766).

Инфицированность возбудителем чумы: является одним из основных переносчиков чумы в ряде очагов Северной Африки (Каримова, Неронов, 2007).

X. skrjabini Ioff, 1930

Туранский тип ареала. Ареал: Центральнопалеарктический, Туранский тип ареала. Ареал: Средняя и Центральная Азия – от Каспийского моря до Восточной Монголии, Синьцзян-Уйгурского автономного района и провинции Внутренняя Монголия в Северном Китае.

Хозяева: основной – большая песчанка. Паразитирует также на тушканчиках – тарбаганчике (*Pygeretmus pumilio* (Kerr, 1792) = *Alactagulus pumilo* (Kerr, 1792), малом суслике (*Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778) и обыкновенном емуранчике. Кроме того, вид известен с мохноногого тушканчика, хомячка Эверсмана, серого хомячка и ряда видов песчанок – краснохвостой, полуденной, тамарисковой и монгольской.

Инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумой блохи этого вида встречаются в Евразии на большой песчанке (Слудский, 2014). Более подробная информация по данному виду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

X. regis (Rothschild, 1903)

Турано-Иранский тип ареала. Ареал: Передняя и Средняя Азия.

Хозяева: песчанки – королевская и большая.

Инфицированность возбудителем чумы: информация по данному виду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

4. Группа видов “erilli”

X. cryptonella De Meillon et Hardy, 1954

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: капская земляная белка.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. erilli (Rothschild, 1904)

Капский тип ареала. Ареал: Южная и Западная Африка.

Хозяева: собран с бушвельдской песчанки и капской земляной белки; мангустов – желтого и полосатого (*Mungos mungo* (Gmelin, 1788)), сурикаты (*Suricata suricata* (Schreber, 1776)) и африканского хорька.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

5. Группа видов “*gratiosa*”

X. gratiosa Jordan et Rothschild, 1923

Сахаро-Аравийский тип ареала. Ареал: Северная Африка и Аравия.

Хозяева: встречен в гнездах средиземноморского буревестника (*Calonectris diomedea* (Scopoli, 1769)), а также прямохвостой качурки (*Hydrobates pelagicus* (L., 1758)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

6. Группа видов “*hirsuta*”

X. davisii DeMeillon, 1940

Капский тип ареала. Ареал: Южная и Западная Африка.

Хозяева: песчанки – южноафриканская и капская.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. demeilloni Haeselbarth, 1964

Капский тип ареала. Ареал: Южная и Западная Африка.

Хозяева: песчанки рода *Gerbillus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. hirsuta hirsuta Ingram, 1928

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: песчанки – капская и бушвельдская, виды рода *Gerbillus*; мыши рода *Otomys*.

Инфицированность возбудителем чумы: естественная зараженность возбудителем чумы отмечена у этого вида в Африке на представителях сем. Cricetidae (Слудский, 2014).

X. hirsuta multisetosa Haeselbarth, 1964

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: виды родов *Gerbillus*, *Gerbilliscus* и *Otomys*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. hirsuta placidia De Meillon et Hardy, 1951

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: песчанки родов *Gerbillus* и *Gerbilliscus*, африканские болотные крысы рода *Otomys*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. lobengulai De Meillon, 1930

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: бушвельдская песчанка и капская песчанка.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. petteri Lumaret, 1962

Мадагаскарский тип ареала. Ареал: Мадагаскар.

Хозяева: гигантский хомяк (*Hypogeomys antimena* A. Grandidier, 1869) из сем. Nesomyidae, отмечен также на других мелких млекопитающих острова.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. sulcata Ingram, 1928

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка – Кару.

Хозяева: песчанки – капская и южноафриканская.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

7. Группа видов “nilotica”

X. humilis Jordan, 1925

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: бахромчатая песчанка.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. coppensi Beaucourgn, Houin et Rodhain, 1970

Восточноафриканская подобласть. Ареал: Восточная Африка – Эфиопия.

Хозяева: чернохвостая песчанка (*Gerbilliscus nigricaudus* (Peters, 1878)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. debilis Jordan, 1925

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: песчанки – чернохвостая и виды рода *Gerbillus*, а также обыкновенная рыженогая крыса (*Oenomys hypoxanthus*).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено

X. nilotica (Jordan et Rothschild, 1908)

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: песчанки – египетская и бахромчатая; нилотская травяная мышь, собран также с обыкновенной генетты (*Genetta genetta* (L., 1758)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. difficilis Jordan, 1925

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: чернохвостая песчанка.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

8. Группа видов "*trispinus*"

X. moucheti Smit, 1958

Западно-Африканский тип ареала. Ареал: Центральная Африка – Камерун.

Хозяева: в гнездах врановых.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. trispinis tenuis Beaucournu et Kock, 1990

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: гнезда птиц.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. trispinis trispinus Waterston, 1911

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: гнезда гигантской ласточки (*Cecropis senegalensis* (L., 1766)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

Неясная принадлежность к группе видов:

X. guancha Beaucournu, Alcovar et Launay, 1989

Западно-Средиземноморский тип ареала. Ареал: Западное Средиземноморье.

Хозяева: домовая мышь и черная крысы.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. cuisancei Beaucournu et Morel, 1991

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Южная Африка – Зимбабве.

Хозяева: красная скальная крыса.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

АНАЛИЗ УЧАСТИЯ БЛОХ РОДА *XENOPSYLLA* В ПОДДЕРЖАНИИ ЭНЗООТИИ ЧУМЫ В ЕЕ ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ПО РЕГИОНАМ МИРА

Ранее были рассмотрены паразиты песчанок – виды блох рода *Xenopsylla*, обитающие на территории России, стран Закавказья, Казахстана, Средней и Центральной Азии. В частности, были обобщены данные об их роли в поддержании эпизоотического процесса (Медведев и др., 2022б). Ниже проанализирована роль блох рода *Xenopsylla* в функционировании природных очагов чумы в других регионах мира.

ЕВРАЗИЯ

Передняя Азия и прилегающие страны

Южнее границ стран бывшего СССР на обширной территории, расположенной от Африки до восточных рубежей Афганистана и Пакистана, функционируют 10 крупных природных очагов чумы (Варшавский, Козакевич, 1984; Атлас..., 2022). Большинство из них охватывает территории двух и более стран. Степень изученности этих очагов различна, но везде основными носителями чумного патогена считаются песчанки.

В западной части региона это такие виды, как персидская, Виноградова (*Meriones vinogradovi* Heptner, 1931), переднеазиатская и краснохвостая. На этих грызунах массово паразитирует блоха *Xenopsylla buxtoni*, которая и является основным переносчиком чумы в границах обозначенной территории (Klein, 1963). Локально в эпизоотический процесс в качестве основных или второстепенных переносчиков могут вовлекаться некоторые другие виды блох.

В восточной части этого региона основными носителями являются краснохвостая, персидская и индийская песчанки, а основными переносчиками – блохи *X. nuttalli*, *X. conformis* и *X. astia*. В литературе нами не встречены указания на находки зараженных чумой блох *X. hussaini* – массового паразита индийской песчанки в восточной части региона. Тем не менее, участие этого вида в чумных эпизоотиях в регионе представляется очень вероятным. При вспышках чумы в городах, поселках и на сельскохозяйственных предприятиях этого региона в эпизоотический процесс включаются черная и серая крысы и паразитирующие на них блохи. Среди них известные эффективные переносчики чумы – *X. cheopis*, *X. brasiliensis* и *X. astia* (Акиев, 1974; Peus, 1977; Варшавский, Козакевич, 1984; Каримова, Неронов, 2007; Shahraki et al., 2016; Maleki-Ravasan et al., 2017; Атлас..., 2022).

Помимо всего перечисленного, следует учитывать, что в восточной части Афганистана в прошлом неоднократно отмечены групповые вспышки чумы с явно местными первичными источниками заражения. В связи с этим, можно предположить наличие в данном регионе еще одного природного очага чумы, не связанного с песчанками (Каримова, Неронов, 2007). Из известных грызунов-чумоносителей в данной местности широко распространен красный сурок (*Marmota caudata* (Geoffroy, 1844))

с массово паразитирующей на нем блохой *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898). Эти виды, вероятно, являются здесь основным носителем и основным переносчиком чумы.

Таким образом, из 11 природных очагов чумы, находящихся в Передней Азии, в 10 очагах в качестве основных переносчиков выступают блохи рода *Xenopsylla*. В шести из этих очагов основным переносчиком является *X. buxtoni*, в четырех – *X. nuttalli*, *X. conformis* и *X. astia*. При распространении инфекции в поселениях человека, и особенно на территории крупных городов, основную роль в циркуляции возбудителя чумы играют блохи *X. cheopis*, *X. brasiliensis* и *X. astia*.

Индия, Индокитай и острова акватории Тихого океана

Суммируя литературные сведения, на территории Индии можно условно выделить семь природных очагов чумы, из которых три расположены в предгорьях Гималаев, один – в центральной и западной частях страны и оставшиеся три находятся в южных штатах (Velimirovic, 1972; Базанова и др., 2009; Атлас..., 2022). Во всех этих очагах первоочередную роль как основному носителю чумы отводят индийской песчанке. Второстепенными носителями, но важнейшими как источники эпидемиологических осложнений, являются черная и серая крысы. Кроме них, в средней и северной частях страны второстепенным носителем является мягкошерстная крыса (*Millardia meltada* (Gray, 1837)), в южной части эту роль играют малая, или бенгальская (*Bandicota bengalensis* (Gray, 1835)), и индийская бандикоты, а также белохвостая древесная крыса (*Madromys blanfordi* (Thomas, 1881)). Основными переносчиками во всех очагах считаются блохи *Xenopsylla astia* (паразитирующая, преимущественно, на песчанках) и *X. cheopis* (блоха крыс). В северных очагах зарегистрировано также активное участие в эпизоотиях других паразитов крыс – аборигенного вида блох *Nosopsyllus penjabensis* (J. et R., 1921) и *N. fasciatus* (Bosc, 1800), который обитает на крысах также и в умеренных широтах. Ко второстепенным переносчиком в центральных и южных районах Индии относят другого паразита крыс – блоху *X. brasiliensis* (Ралль, 1958; Velimirovic, 1972; Ramalingaswami, 1995; Базанова и др., 2009; Атлас..., 2022; Rajamannar et al., 2022).

В 1983 г., в штате Химачал Прадеш, расположенном в северной части Индии, имела место вспышка чумы, следствием которой была гибель 17 из 22 заболевших людей (Gupta, Sharma, 2007). В 2002 г. в этом же штате из 16 заболевших чумой четыре человека скончалось. За несколько дней до появления симптомов чумы первичный больной охотился в горах, где обитает гималайский сурок (*Marmota himalayana* (Hodgson, 1841)). В данном районе отмечается северная граница ареала гималайского сурка, известного как основного носителя чумной инфекции в ряде природных очагов Тибета и на прилегающих к нему территориях. Можно предположить, что в штате Химачал Прадеш функционирует отдельный очаг, в котором основным носителем

чумной инфекции служит обитающий в горах гималайский сурок, а основными переносчиками – блохи *Callopsylla dolabris* (J. et R., 1911) и *Oropsylla silantiewi*.

В 1967–1968 г. на территории Непала отмечались две независимые вспышки чумы. В общей сложности из 37 больных чумой скончались 29 человек (Velimirovic, 1972). По всей видимости, заболевания обусловлены наличием на этой территории также отдельного природного очага чумы. Подобного описанному выше очагу на севере Индии, в данном очаге основным носителем патогена, вероятно, является гималайский сурок, а его основными переносчиками блохи *Callopsylla dolabris* и *Oropsylla silantiewi*.

В Мьянме (Бирме) имеются два значительных по площади очага чумы, природного и антропогенного типа, расположенных в горных районах центральной и северо-восточной части страны. Очаг чумы на северо-востоке поддерживается крысой Таннезуми (*Rattus tanezumi* (Temminck, 1845)) как основным носителем инфекции и блохой *X. cheopis* как переносчиком. В центральной части страны основными носителями патогена являются черная и малая крысы с основным переносчиком *X. cheopis* (Палль, 1958; Velimirovic, 1972; Атлас..., 2022).

В Таиланде отдельные природные очаги расположены в северо-западной части (вероятно, трансграничные с Мьянмой), в средней части страны (плато Корат) и на юге, по юго-восточным склонам хребта Танен-Таунджи. Во всех трех очагах основными носителями являются черная и малая крысы. В эпизоотическом процессе также активно участвуют в качестве второстепенных носителей бандикоты (*Bandicota indica*) и азиатская домовая многозубка. Эпизоотический процесс во всех очагах обеспечивается блохой *X. cheopis* как основного переносчика чумы (Палль, 1958; Velimirovic, 1972; Атлас..., 2022).

По территории Лаоса (Камбодже) полноценных сведений об особенностях пространственной дифференциации очагов чумы в литературных источниках не найдено. По характеру проявления эпидемических вспышек можно предположить, что циркуляция возбудителя чумы происходит независимо по меньшей мере в двух очагах чумы, расположенных на севере и юге страны. Основными носителями здесь считаются черная и серая крысы, но в эпизоотический процесс также вовлекается азиатская домовая многозубка. Основными переносчиками служат самые массовые на всех мелких млекопитающих блохи *X. cheopis* (Velimirovic, 1972; Атлас..., 2022).

Во Вьетнаме отсутствуют собственно природные очаги чумы, имеются лишь вторичные антропогенные, обусловленные приспособлением крыс к массовому обитанию в кровлях домов, где создаются условия и для успешной жизнедеятельности блох *Xenopsylla*. По особенностям эпидпроявлений в последние десятилетия условно можно разделить территорию, энзоотичную по чуме, на четыре отдельных очага. По одному

из них расположены в Северном и Центральном Вьетнаме, а два – в южной части страны. На северной очаговой территории, граничащей с провинциями Юньнань и Гуандун Китая, расположен очаг чумы с основным носителем – крысой Таннезумы и основным переносчиком – блохой *X. cheopis*. В очаге чумы в центральной части страны циркуляцию возбудителя чумы осуществляют черная, серая и малые крысы с основным переносчиком *X. cheopis* и второстепенным *X. vexabilis*. В южной части Вьетнама в эпизоотическом процессе основными носителями выступают черная и малая крысы, основным переносчиком служат блохи *X. cheopis* (Velimirovic, 1972; Базанова и др., 2011; Сунцов и др., 2011; Сунцов, Сунцова, 2013; Атлас..., 2022).

Среди островов Тихоокеанского региона в отношении чумной инфекции природные очаги наиболее известны на острове Ява и на Гавайских островах. Предполагают, что эти очаги чумы связаны с заносом инфекции в период третьей пандемии. На острове Ява наибольшая эпизоотическая активность приурочена к низкогорьям с фрагментарными рисовыми полями и не возделываемыми участками земли саваннового типа. Основными носителями патогена здесь выступают малые крысы, второстепенными считаются серебристобрюхая, или рисовая крыса (*Rattus argentiventer* (Robinson et Kloss, 1916)), малая бандикота, азиатская домовая многозубка, а в населенных пунктах довольно многочисленная черная крыса. В качестве основного переносчика повсеместно выступает массово паразитирующая на всех этих видах *X. cheopis* (Velimirovic, 1972).

На Гавайских островах в начале XX столетия сложились условия для формирования двух типов очагов чумы: антропоургических с черной и серой крысами как носителями инфекции и блохой *X. cheopis* как основным переносчиком; природных очагов в аграрных и естественных формациях этих территорий с основным носителем малой крысой и переносчиком блохой *X. vexabilis*. В 70-х годах прошлого века в результате осуществления массовых истребительных мероприятий очаги чумы на этих островах были ликвидированы (Сунцов, Сунцова, 2013; Атлас..., 2022).

Таким образом, можно констатировать, что в странах Южной и Юго-Восточной Азии, включая острова тихоокеанского региона, из 23 природных и антропоургических очагов чумы в 21 очаге роль основных переносчиков принадлежит блохам рода *Xenopsylla*. При этом в одном очаге эту роль выполняет *X. vexabilis*, один очаг обеспечивается тандемом видов *X. astia* – *X. cheopis*, в остальных 19 очагах единственным основным переносчиком выступает блоха *X. cheopis*.

Анализ особенностей эпизоотической активности, эпидемических проявлений и циркулирующих штаммов возбудителя позволил обосновать наличие на территории Китая не менее 23 самостоятельных природных очагов чумы (Вержущий, 2022). Основными носителями являются 12 видов млекопитающих: сурки (гималайский,

красный, серый, тарбаган), суслики (даурский, длиннохвостый, алашанский), полевки (Брандта и красноспинная), песчанки (большая и монгольская), а также в поясе субтропиков крыса Танезуми (раннее название – желтогорлая мышь). Еще несколько десятков видов мелких млекопитающих вовлекаются в эпизоотический процесс в качестве второстепенных или случайных носителей. В качестве основных переносчиков в природных очагах чумы Китая указывается 17 видов: *Amphipsylla primaris* (J. et R., 1915), *A. tuta* Wagner, 1928, *Callopsylla dolabris*, *C. sparsilis* J. et R., 1922), *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), *Ctenophthalmus quadratus* Liu Chiying et Wu Houyong, 1960, *Frontopsylla luculenta* (J. et R., 1923), *Neopsylla abagaitui* Ioff, 1946, *N. pleskei* Ioff, 1928, *N. specialis* Jordan, 1932, *Nosopsyllus laeviceps* (Wagner, 1909), *Oropsylla silantiewi*, *Rhadinopsylla dahurica* J. et R., 1923, *R. li ventricosa* Ioff et Tiflov, 1946, а также *Xenopsylla cheopis*, *X. conformis* и *X. skrjabini*. Случайная или спорадическая вовлеченность в эпизоотический процесс отмечена еще у нескольких десятков видов блох, некоторых видов гамазовых и иксодовых клещей, а также вшей (The Atlas..., 2000; Никитин и др., 2009; Guo et al., 2020; Атлас..., 2022; Вержуцкий, 2022).

Среди 23 описанных природных очагов чумы Китая блохи рода *Xenopsylla* являются единственными основными переносчиками, либо входят в число основных переносчиков в пяти очагах: 1) Эрляньском (*X. conformis*, совместно с *Nosopsyllus laeviceps* и *Neopsylla pleskei*), 2) Джунгарском (*X. skrjabini*), 3) Юньнаньском равнинном, 4) Гуандунском равнинном и 5) Фуцзяньском равнинном (во всех – *X. cheopis*). Еще в одном, Маньчжурском очаге, на фоне активных эпидемических вспышек чумы в городах и населенных пунктах, имелись находки зараженных чумой блох *X. cheopis*.

На территории Монголии в прошлом и в настоящее время известны 45 природных очагов чумы (Вержуцкий, Адъясурэн, 2019; Атлас ..., 2022). Естественная зараженность чумой зарегистрирована у 19 видов теплокровных животных, среди которых семь видов в единичных или во многих очагах играют роль основных носителей (Bolormaa et al., 2010; Адъясурэн и др., 2014). Наибольшее значение имеет сурок-тарбаган (*Marmota sibirica* (Radde, 1862)), выступающий основным носителем патогена в 37 очагах чумы. Естественная зараженность возбудителем чумы зарегистрирована у 28 видов блох, среди которых семь видов являются основными переносчиками инфекции: *Citellophilus tesquorum*, *Nosopsyllus laeviceps*, *Neopsylla pleskei*, *Oropsylla silantiewi*, *Paradoxopsyllus scorodumovi* Scalon, 1935, *P. dashidorzhii* Scalon, 1953 и *Xenopsylla skrjabini*. Блоха *X. skrjabini* выступает как единственный основной переносчик патогена в Южно-Гобийском природном очаге чумы (основной носитель – большая песчанка) и как один из основных переносчиков вместе с блохами *Nosopsyllus laeviceps* и *Neopsylla pleskei* в Замын-Удском природном очаге (основной носитель – монгольская песчанка).

На территории России и других стран, ранее входивших в состав СССР, в настоящее время расположено 45 природных очагов чумы. Среди них к сусликовому типу относятся восемь очагов, к сурочьему – пять очагов, к песчаночьему – 25 очагов, к полевочьему – пять очагов, к смешанным типам – два очага (Кадастр ..., 2016). В 24 из 25 природных очагов чумы песчаночьего типа на территории России и сопредельных стран блохи рода *Xenopsylla* являются основными переносчиками либо входят в их число. Это, в частности, блоха *X. skrjabini* в Урало-Эмбинском пустынном, Предустюртском пустынном, Устюртском пустынном, Северо-Приаральском пустынном, Арыкумско-Дарьялыктакырском (Зааральском) пустынном, Мангышлакском пустынном, Приаральско-Каракумском пустынном, Прибалхашском пустынном, Таукумском пустынном очагах; *X. hirtipes* – в Каракумском пустынном очаге; *X. g. gerbilli* – в Копетдагском пустынном очаге; *X. g. minax* – в Бетпакдалинском пустынном очаге и Мойынкумском пустынном очагах; *X. conformis* – в Волго-Уральском песчаном, Приараксинском низкогорном и Закавказском равнинно-предгорном очагах; *X. gerbilli* – в Арыкумско-Дарьялыктакырском пустынном очаге. Только в Прикаспийском песчаном очаге основной переносчик – это *Nosopsyllus laeviceps* (Природные ..., 2004; Кадастр ..., 2016; Обеспечение ..., 2018). В природных очагах других типов вовлечение блох рода *Xenopsylla* в чумной эпизоотический процесс является случайным (Медведев и др., 2022б).

Африка

В Африке эпидемические и эпизоотические проявления чумы регистрировались ежегодно с разной частотой и периодичностью во всех ее странах. Для этого континента характерно наличие десятков самостоятельных очагов чумы с большим разнообразием основных носителей и переносчиков.

Северная часть Африканского материка

Природные очаги чумы известны в южной части Марокко, в среднем широтном поясе Алжира, на юге Туниса, в северо-западной и северо-восточной частях Ливии, а также в средней и южной частях Египта (Варшавский и др., 1971). Малек с соавторами (Malek et al., 2016) привела сведения за период с 1940 по 2015 г. о 49 вспышках чумы на людях в данном регионе с заболеванием 7612 человек. Эпидемические проявления зарегистрированы в 30 локализациях, которые условно можно отнести к семи природным очагам чумы. Судя по динамике эпидемических проявлений, вспышки чумы в городах этого региона были связаны либо с заносом инфекционного начала с кораблями в морские порты, либо с проникновением возбудителя из природных очагов. И в тех, и в других случаях появление чумного микроба в портовых городах находило исключительно благоприятную среду с обилием серых и черных крыс как чувствительных носителей и блохи *X. cheopis* как высокоэффективного переносчика.

Природные очаги чумы Северной Африки изучены недостаточно хорошо, можно лишь предполагать, что, как минимум, в большинстве из них основным носителем чумы выступает наиболее многочисленная песчанка Шоу. Нельзя исключить, что в некоторых очагах в этой роли или как второстепенные/дополнительные носители могут выступать мелкие песчанки рода *Gerbillus*, дневные песчанки, в Среднем Египте – краснохвостая песчанка и каирская мышь, в Южном Египте – нилотская травяная мышь.

Одним из основных переносчиков в природных очагах чумы Северной Африки служит блоха *Xenopsylla taractes*, массово паразитирующая на песчанках Шоу и краснохвостой. По литературным данным (Hopkins, Rotschild, 1953; Misonne, 1977; Beaucourgn, Launay, 1990), этот вид встречается в Египте, Алжире, Тунисе и Ливии. Кроме того, вероятными основными переносчиками на этой территории могут быть *X. ramesis* и *Nosopsyllus henleyi* (Roths., 1904) (на всех североафриканских песчанках) и *Sinosternus cleopatrae* (наиболее часто паразитирующий на мелких песчанках). В городах и пригородной зоне роль основных переносчиков отводится блохе *X. cheopis*. В целом, все исследователи подчеркивают слабую изученность как носителей, так и переносчиков чумы в Северной Африке (Козакевич и др., 1971; Каримова, Неронов, 2007; Malek et al., 2016; Атлас ..., 2022). Предположительно, из семи природных очагов чумы, расположенных в этой части Африканского континента, во всех роль основных переносчиков (единственных или входящих в состав основных в поливекторных очагах) играют блохи рода *Xenopsylla*.

В Северо-Западной Африке природный очаг чумы выявлен в Западной Сахаре и Мавритании. Основные носители – дневная и египетская песчанки, основные переносчики – блохи *X. ramesis* и *Sinosternus cleopatrae* (Roths., 1903) (Klein et al., 1975a, b; Попов и др., 2005; Каримова, Неронов, 2007; Атлас ..., 2022).

Западная Африка

Природные очаги чумы известны или предполагаются на территории Ганы, Нигерии и Сенегала. В первых двух странах наиболее вероятный носитель – гамбийская крыса, вероятные переносчики – блохи рода *Xenopsylla*. В Сенегале прослеживается наличие двух природных очагов чумы – в центральной и северной частях страны и на ее южной границе. В обоих очагах роль основных носителей выполняют натальская мышь, возможно, что в отдельных регионах в этом качестве выступают также нилотская травяная мышь и гамбийская крыса. Повсеместно роль основного переносчика играет блоха *X. cheopis* (Ралль, 1958; Варшавский и др., 1971; Атлас ..., 2022).

Центральная Африка

Энзоотичность по чуме установлена в четырех самостоятельных очагах в Анголе: один очаг, в последние десятилетия не проявляющий себя, находится на севере республики, один – в центральной части страны и два – на юге (Атлас ..., 2022). В северных

очагах основные носители патогена – натальская мышь и многососковая мышь (*Mastomys coucha* (A. Smith, 1834)), основные переносчики – блохи *X. brasiliensis* и *X. cheopis*, в южных – основной носитель бушвельдская песчанка, основные переносчики – блохи *X. philoxera* и *X. hipponax* (Gracio, Gracio, 2011).

Восточная Африка

Здесь находится большое число природных очагов чумы, связанных с разными носителями и переносчиками. В Конго (Заир) представлены два самостоятельных природных очага чумы, отстоящих друг от друга на 300 км. Оба расположены на северо-востоке страны в районах Верхний Итури и Северный Киву. В первом основными носителями считаются натальская мышь и абиссинская лесная крыса (*Arvicanthis abyssinicus* (Rüppell, 1842)), во втором к этим же видам добавляется еще один масовый грызун – черная крыса. Основными переносчиками в очагах чумы в Верхнем Итури являются блохи *Xenopsylla brasiliensis* (наиболее массово представленная на мышах рода *Mastomys*) и *Dinopsyllus lupus* J. et R., 1913 (паразитирует в основном на мышах рода *Arvicanthis*). В очаге чумы на территории Северного Киву к этим видам прибавляется блоха *X. cheopis*, имеющая очень высокую численность на черной крысе во всех битопях, включая природные (Pollitzer, 1952; Ралль, 1958; Misonne, 1977; Атлас ..., 2022).

В Замбии чума активно проявлялась в двух далеко разобщенных географических районах – на востоке и на западе страны. В обоих очагах одним из основных носителей чумы считается натальская мышь, но в Западной Замбии вторым основным носителем патогена является и саванная песчанка. Основными переносчиками повсеместно считаются блохи *X. cheopis* и *X. brasiliensis*, в западной части страны к ним добавляется *X. nubica* (Атлас ..., 2022).

В Кении выделяют, по меньшей мере, пять эпизоотически активных районов, с самостоятельной циркуляцией возбудителя чумы. Основными носителями чумы в Кении являются мыши – нилотская травяная и натальская, а основными переносчиками – блохи *Dinopsyllus lupus* J. et R., 1913 и *Xenopsylla brasiliensis* (Атлас ..., 2022).

На территории Малави выделяются, как минимум, два отдельных природных очага чумы – в северной и южной частях страны. Основной носитель в обоих районах – натальская мышь, но в урбоценозах в эпизоотический процесс включается также черная крыса. Основными же переносчиками патогена, соответственно, служат блохи *X. brasiliensis* и *X. cheopis* (Атлас ..., 2022).

На территории Сомали в прошлом отмечались множественные вспышки чумы. Учитывая особенности локализации заболеваний, различия в ландшафтах и фауне обитающих здесь грызунов, можно предполагать, что здесь представлены как мини-

мум три очага чумы. Основным носителем патогена в них, вероятно, служит бахромчатая песчанка, а его основным переносчиком – блоха *X. philoxera*. Состав второстепенных носителей и переносчиков варьирует в каждом из очагов.

В Танзании выделяются три природных очага чумы: южнее оз. Виктория, на западных и южных склонах горы Килиманджаро и очаг Иринга в центральной части страны. Основными носителями считаются мыши – натальская, нилотская травяная и *Arvicanthis nairobae* J.A. Allen, 1909, основными же переносчиками – блохи *Xenopsylla brasiliensis*, *Dinopsyllus lupus* и *Ctenophthalmus nyikensis* Smit, 1962 (Ралль, 1958; Ziwa et al., 2013; Атлас ..., 2022)

Территория Уганды известна своей энзоотичностью по чуме с давних пор и по настоящее время. Эпидемические и эпизоотические проявления характерны для всех ее районов. Тем не менее исследователи выделяют четыре участка с наиболее устойчивыми проявлениями инфекции, которые можно условно считать отдельными природными очагами чумы. По-видимому, во всех этих очагах изначально основным носителем чумы являлась натальская мышь, а основным переносчиком – блоха *X. brasiliensis*. В 20–30-е гг. XX столетия в эпизоотиях стала активно участвовать широко распространившаяся в Уганде черная крыса с ее паразитом – блохой *X. cheopis*. Они включились в циркуляцию патогена в качестве второго основного переносчика (Ралль, 1958; Козакевич и др., 1971; Попов и др., 2005; Amatre et al., 2009; Атлас ..., 2022).

Южная Африка

Юг континента известен множеством природных очагов чумы, что обусловлено преобладанием здесь открытых ксерофитных ландшафтов, населенных норowymi животными, включая основных носителей патогена – песчанок. Уже в середине прошлого века исследователи пришли к заключению, что ведущее значение в циркуляции чумы на обширных территориях Южной Африки (Davis, 1953) имеют песчанки родов *Gerbillicus* и *Desmodillus*. На песчанках в Южной Африке наиболее многочисленны блохи *X. philoxera* и *X. piriei*, выполняющие роль основных переносчиков чумы в природных очагах.

От песчанок заражаются многососковые мыши *Mastomys natalensis* и *M. coucha*, многочисленные как в природных, так и в урбанистических станциях. Среди этих мышей нередко регистрировали продолжительные самостоятельные эпизоотии. Они служат связующим звеном, передающим инфекцию в населенные пункты, многие из которых плотно заселены черной крысой *Rattus rattus*, обеспечивающей активные эпизоотии чумы в урбоценозах и служащей основным первичным источником вспышек чумы на людях. На песчанках в Южной Африке наиболее многочисленны блохи *X. philoxera* и *X. piriei*, выполняющие роль основных переносчиков чумы в природных

очагах, на черной крысе массово паразитирует *X. cheopis*, обеспечивая эпизоотии и заражения людей в населенных пунктах. В эпизоотическом процессе активно участвуют как «промежуточное звено», массовые паразиты многососковых мышей *X. brasiliensis* (Pollitzer, 1952; Davis, 1953; Ралль, 1958; Козакевич и др., 1972; Атлас..., 2022).

В северной части Ботсваны основные носители патогена – короткоухая песчанка и мыши – натальская и многососковая, а основные переносчики – блохи *X. piriei* и *X. brasiliensis*. На юге же этой страны основным носителем считается бушвельдская песчанка, а основным переносчиком – блоха *X. philoxera*. В Зимбабве природные очаги чумы расположены в западной и восточной частях страны на плато Мотабин и Машона. Основным носителем чумы в обоих случаях считается бушвельдская песчанка, в эпизоотии вовлекается также ряд видов крыс, мышей и земляных белок. Основным же переносчиком повсеместно служит блоха *X. philoxera* (Munyenyiwa et al., 2019). В Лесото природный очаг чумы расположен в западной части страны. Основной носитель – песчанка Брантса, основной переносчик – *X. philoxera*. В Мозамбике вероятный природный очаг чумы расположен в южной части страны (Атлас ..., 2022). Основной носитель – натальская мышь, основной переносчик – *X. brasiliensis*. В эпизоотиях в естественных экосистемах принимают участие и другие виды грызунов и блох, в урбоценозах ведущую роль играют черная крыса и ее массовый паразит – блоха *X. cheopis*.

В Намибии энзоотична по чуме большая часть территории страны. С севера на юг выделяются три природных очага чумы, привязанных к горным плато Овамбо, Дамара и Нама, а также очаг, находящийся в пустынном низкорье Карру по правобережью р. Оранжевая. Во всех очагах основными носителями считаются бушвельдская песчанка с основным переносчиком – блохой *X. philoxera*, а также короткоухая песчанка с ее наиболее массовым паразитом – блохой *X. piriei*. В северной части страны значительную роль в эпизоотиях чумы принимает натальская мышь с основным переносчиком – блохой *X. brasiliensis* (Shangula, 1998).

В Южно-Африканской Республике (ЮАР) выделяются три очага чумы, находящихся в Капской провинции, на территории Оранжевой Республики и в Трансваале (Davis, 1953; De Meillon et al., 1961; Атлас ..., 2022). Основными носителями возбудителя чумы во всех очагах ЮАР являются песчанки – бушвельдская, короткоухая и Брантса. В природных биотопах основными переносчиками чумного микроба служат блоха *X. philoxera* – паразит песчанок рода *Gerbillicu*, блоха *Xenopsylla piriei* – паразит короткоухой, или песчанки-намаквы. В качестве главного транзитного фактора передачи инфекции от песчанок в жилища человека выступают мыши – многососковая и натальская, ведущие полусинантропный образ жизни. В населенных пунктах ЮАР усиливается роль переносчиков и носителей патогена – блох *X. brasiliensis* и *X. cheopis*, а также их хозяев – черной и серой крыс.

Мадагаскар

На Мадагаскаре эпизоотии чумы регистрируются на приподнятых плато в средней центральной и северной частях острова. Основным носителем повсюду – черная крыса, в качестве второстепенных носителей в эпизоотии вовлекаются завезенная из Юго-Восточной Азии в начале XX столетия азиатская многозубка и некоторые аборигенные виды мелких млекопитающих. Роль основных переносчиков в урбанизированных станциях выполняют блохи *X. cheopis*, в природных биотопах к ним добавляется эндемичный вид, паразитирующий на широком спектре представителей местной фауны – блоха *Synopsyllus fonquerniei* (Duchemin, 2003; Andrianainoarimanana et al., 2013; Атлас ..., 2022).

Таким образом, в целом на территории Африканского континента предварительно можно выделить наличие 52 отдельных природных очагов чумы. Во всех этих очагах отмечается от одного до четырех основных переносчиков инфекции, при обязательном участии в их числе блох рода *Xenopsylla*. Среди этих основных переносчиков в разных очагах имеются восемь представителей рассматриваемого рода: *X. brasiliensis*, *X. cheopis*, *X. hipponax*, *X. nubica*, *X. philoxera*, *X. piriei*, *X. ramesis*, *X. taractes*. Еще четыре вида – *X. eridos*, *X. hirsute*, *X. phyllomae* и *X. versuta* – можно отнести ко второстепенным или случайным переносчикам, у которых отмечена зараженность чумным микробом. Более тесных связей с чумным микробом у представителей этого рода нигде в мире, кроме Африки, не отмечается.

Северная и Южная Америка

В Северной Америке очаги чумы расположены в Канаде, США и Мексике. В Канаде энзоотичные по чуме территории расположены на юге провинций Британская Колумбия и Саскачеван у границы с США. В провинции Альберта очаг чумы находится на значительном удалении как от других очагов чумы в Канаде, так и от участков с регистрируемой эпизоотической активностью за границей страны. Основные носители и переносчики чумы в Альберте и Саскачеване, соответственно, суслик Ричардсона (*Uroditellus richardsonii* (Sabine, 1822)) и блоха *Oropsylla idahoensis* (Baker, 1904), в Британской Колумбии – желтобрюхий сурок (*Marmota flaviventris* (Audubon et Bachman, 1841)) и блоха *Thrassitis acamantis* (Roths., 1905) (Plague ..., 1963; Атлас ..., 2022).

На территории США от западного побережья примерно до 100 меридиана имеется не менее 30 отдельных, относительно самостоятельных, природных очагов чумы, имеющих различный спектр носителей и переносчиков. Большая часть их связана с сусликами. В качестве основных носителей выступают пять видов сусликов: *Otospermophilus beecheyi* (Richardson, 1829) (очаги Калифорнии и Орегона); суслик Ричардсона (Вайоминг, Монтана, Невада и Северная Дакота); *Uroditellus columbianus*

(Ord, 1815) (Орегон, Вашингтон и Монтана); *U. armatus* (Kennicott, 1863) (Айдахо, Монтана, Юта, Невада, Вайоминг и Вашингтон); *Otospermophilus variegatus* (Erxleben, 1777) (Юта, Аризона, Колорадо, Нью-Мексико). Имеются природные очаги чумы, связанные со следующими видами луговых собачек: *Cynomys ludovicianus* (Ord, 1815) (от Монтаны и Северной Дакоты на границе с Канадой до Нью-Мексико и Техаса на юге), *C. gunnisoni* (Baird, 1855) (Юта, Колорадо, Аризона, Нью-Мексико), *C. leucurus* Merriam, 1890 (Юта, Вайоминг, Колорадо). В штате Юта в эпизоотический процесс спорадически вовлекается и *C. parvidens* J.A. Allen, 1905, но этот вид, вследствие локальности и малочисленности его поселений, не может выступать в качестве основного носителя чумы. На территории штатов Айдахо, Монтана и Вайоминг известны очаги чумы, в которых циркуляция возбудителя обеспечивается желтобрюхим сурком. На юге и юго-западе страны имеются природные очаги, где основными носителями являются хомяки *Neotoma lepida* Thomas, 1893 (Калифорния, Невада, Юта), *N. albigula* Hartley, 1894 (Аризона, Нью-Мексико) и *N. albigula* Hartley, 1894 (Оклахома и Техас). В Калифорнии существует природный очаг с основным носителем – калифорнийской полевкой (*Microtus californicus* (Peale, 1848)) (Eskey, Haas, 1940; Pollitzer, 1952; Plague ..., 1963). Во всех случаях основные переносчики входят в число массовых видов блох перечисленных основных носителей, ни в одном из этих очагов блохи рода *Xenopsylla* участия в эпизоотическом процессе не принимают (Wheeler, Douglas, 1941; Barnes, 1982; Holms, 2003; Атлас ..., 2022).

На Северо-Американском континенте, кроме США и Канады, энзоотичная по чуме территория известна в северной части Мексики (окрестности пустынь Сонара и Северная Меса). Имеется не менее трех отдельных природных очагов чумы, во всех очагах основным носителем выступает мексиканская луговая собачка (*Cynomys mexicanus* Merriam, 1892), на некоторых участках в эпизоотическом процессе принимают участие крысы рода *Neotoma* и некоторые другие представители местной фауны из мелких млекопитающих. Основным переносчиком считается блоха луговых собачек *Oropsylla hirsutus* (Baker, 1895), массово встречается также полизоидный вид *Pulex simulans* Baker, 1895. Блохи рода *Xenopsylla* не принимают участие в эпизоотических проявлениях (Eskey, Haas, 1940; Gage, Kosoy, 2005; Атлас ..., 2022).

То же самое можно заключить о природных очагах Южной Америки, где энзоотичная по чуме территория известна в Аргентине, Боливии, Перу, Эквадоре, Венесуэле и Бразилии. Пространственная структура природных очагов чумы здесь изучена недостаточно. По локализации эпизоотических и эпидемических проявлений в недавнее время и в прошлом можно предположить, что на этой территории имеется не менее 20 отдельных участков с самостоятельной циркуляцией возбудителя чумы. В большинстве энзоотичных по чуме стран континента основными носителями чумы являются

различные виды из семейства морских свинок (Caviidae), представители более чем десяти родов из семейства хомяковых (Cricetidae), несколько видов шиншилл сем. Chinchillidae и некоторые другие млекопитающие. Основными переносчиками служат примерно десять–двенадцать видов блох, в большинстве это представители широко распространенного на континенте рода *Polygenis*. Наиболее известен как высокоэффективный переносчик, массово паразитирующий на широком спектре мелких млекопитающих почти во всех странах Южной Америки, блоха *P. bohlsi* (Wagner, 1901). Из представителей рода *Xenopsylla* отмечено спорадическое вовлечение в эпизоотический процесс блох *X. cheopis* и *X. brasiliensis*, достаточно многочисленных в городах и других населенных пунктах, но эти виды нигде на континенте не выступают в качестве основных переносчиков чумы (Plague ..., 1963; Tavares et al., 2012; Schneider et al., 2014; Атлас ..., 2022).

Таким образом, во всем мире можно предположить существование, как минимум, 255 отдельных природных очагов чумы, в которых циркуляция возбудителя происходит независимо от других. Среди них в 114 очагах единственными основными переносчиками или переносчиками, входящими в пул основных, являются блохи рода *Xenopsylla*. При этом из 21 вида блох этого рода, найденных естественно инфицированными чумным микробом в природе, 17 видов в том или ином числе очагов считаются основными переносчиками этого патогена. Роль блох рода *Xenopsylla* в энзоотии чумы на разных территориях неодинакова. Так, в странах Африки известно 52 природных очага чумы, причем во всех без исключения единственным или одним из основных переносчиков чумы служат блохи этого рода. В странах Ближнего Востока из 11 природных очагов чумы в 10 очагах основными переносчиками чумы считаются блохи рода *Xenopsylla*. В Индии, странах Юго-Восточной Азии и Океании в 21 из 23 известных очагов чумы роль основных переносчиков выполняют представители этого рода. Существенно меньше значение этой группы блох в энзоотии чумной инфекции в глубине Евразии, где большинство таких очагов связано с песчанками в пустынях и полупустынях Средней и Центральной Азии. И, наконец, в 56 природных очагах чумы Северной и Южной Америк значение блох этого рода исчерпывается случайными вовлечениями в эпизоотический процесс в урбоценозах городов и других населенных пунктов океанических побережий.

По всей видимости, блохи рода *Xenopsylla*, первично связанные в своем происхождении с восточноафриканскими песчанками, иррадиировали в плейстоцене вместе с этой группой прокормителей по открытым пространствам Евразии. Приблизительно 2,5–3 тысячи лет назад произошла встреча чумного микроба, существовавшего в его древней естественной среде обитания – в блохах *Oropsylla silantiewi* в микробиоценозах сурков горных систем Центральной Азии, с блохами рода *Xenopsylla*, парази-

тирующими на песчанках. Возбудитель чумы освоил новую экологическую нишу и, благодаря этому, последовательно заселил многие низкогорья и равнины Азиатского материка. В самом начале нашей эры, вероятно в Индии, состоялось важнейшее событие – чумной микроб встретился с блохами крыс – *X. cheopis*, *X. brasiliensis* и *X. astia*. Первый вид оказался идеальным для поддержания жизнедеятельности инфекции в урбоценозах при обилии своего основного прокормителя – черной крысы. Спорадическая заболеваемость чумой при вялотекущих эпизоотиях в горных очагах чумы сурчиного типа сменилась резким увеличением частоты эпизоотических циклов, нарастанием вирулентности и эпидемическим последствиям, нашедшим свое максимальное развитие во время трех печально известных пандемий чумы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адъяасурэн З., Цэрэнноров Д., Мягмар Ж., Ганхуяг Ц., Отгонбаяр Д., Баяр Ц., Вержуцкий Д.Б., Ганболд Д., Балахонов С.В. 2014. Современная ситуация в природных очагах чумы Монголии. Дальневосточный журнал инфекционной патологии 25: 22–25. [Ad"yaasuren Z., Cerennorov D., Myagmar ZH., Ganhuyag C., Otgonbayar D., Bayar C., Verzhuckij D.B., Ganbold D., Balahonov S.V. 2014. Sovremennaya situaciya v prirodnyh ochagah chumy Mongolii. Dal'nevost. zhurn. infekc. patol. 25: 22–25. (In Russian)].
- Акиев А.К. 1974. К вопросу о природной очаговости чумы в Северо-Восточном и Восточном Иране. Проблемы особо опасных инфекций 4 (38): 5–9. [Akiev A.K. 1974. K voprosu o prirodnoj ochagovosti chumy v Severo-Vostochnom i Vostochnom Irane. Problemy osobo opasnyh inf. 4 (38): 5–9. (In Russian)].
- Атлас природных очагов чумы России и зарубежных государств. Под ред. А.Ю. Поповой, В.В. Кутырева. 2022. Калининград, РА Полиграфычъ, 348 с. [Atlas prirodnyh ochagov chumy Rossii i zarubezhnyh gosudarstv / pod red. A.Yu. Popovoj, V.V. Kutyreva. 2022. Kaliningrad, RA Poligrafych. 348 pp. (In Russian)].
- Базанова Л.П., Марамович А.С., Никитин А.Я., Косилко С.А., Окунев Л.П., Иннокентьева Т.И., Воронова Г.А. 2009. Эпизоотологическая характеристика природных очагов чумы Индии. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 3: 60–63. [Bazanova L.P., Maramovich A.S., Nikitin A.YA., Kosilko S.A., Okunev L.P., Innokent'eva T.I., Voronova G.A. 2009. Epizootologicheskaya harakteristika prirodnyh ochagov chumy Indii. Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni 3: 60–63. (In Russian)].
- Базанова Л.П., Марамович А.С., Никитин А.Я., Окунев Л.П., Иннокентьева Т.И., Косилко С.А., Воронова Г.А. 2011. Эпизоотологическая оценка возможности заноса чумы из Вьетнама на территорию России. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 2: 54–58. [Bazanova L.P., Maramovich A.S., Nikitin A.YA., Okunev L.P., Innokent'eva T.I., Kosilko S.A., Voronova G.A. 2011. Epizootologicheskaya ocenka vozmozhnosti zanosa chumy iz V'etnama na territoriyu Rossii. Med. parazitol. i parazitarnye bolezni 2: 54–58. (In Russian)].
- Варшавский С.Н., Козакевич В.П. 1984. Биocenотическая структура и ландшафтные особенности зарубежных очагов чумы в Передней и Юго-Западной Азии. Бюллетень Моск. общества испытателей природы 1 (89): 13–20. [Varshavskij S.N., Kozakevich V.P. 1984. Biocenoticheskaya struktura i landshaftnye osobennosti zarubezhnyh ochagov chumy v Perednej i Yugo-Zapadnoj Azii. Byulleten' Mosk. obshchestva ispytatelej prirody 1 (89): 13–20. (In Russian)].

- Варшавский С.Н., Козакевич В.П., Лавровский А.А. 1971. Природная очаговость чумы в Северной и Западной Африке. Проблемы особо опасных инф. 3 (19): 149–159. [Varshavskij S.N., Kozakevich V.P., Lavrovskij A.A. 1971. Prirodnaya ochagovost' chumy v Severnoj i Zapadnoj Afrike. Problemy osobo opasnyh inf. 3 (19): 149–159. (In Russian)].
- Вашенко В.С. 1984. Блохи и возбудители бактериальных болезней человека и животных. Паразитологический сборник 32: 79–23. [Vashchenok V.S. 1984. Blohi i vzbuditeli bakterial'nyh boleznej cheloveka i zhivotnyh. Parazitologicheskij sbornik 32: 79–123. (In Russian)].
- Вержущий Д.Б. 2022. Природные очаги чумы Китая: аннотированный список. Байкальский зоологический журнал 2 (32): 135–145. [Verzhutsky D.B. 2022. Prirodnye ochagi chumy Kitaya: annotirovannyj spisok. Bajkal'skij zoologicheskij zhurnal 2 (32): 135–145. (In Russian)].
- Вержущий Д.Б., Адъясурэн З. 2019. Природные очаги чумы в Монголии: аннотированный список. Байкальский зоологический журнал 2 (25): 92–103. [Verzhutsky D.B., Ad'yasuren Z. 2019. Prirodnye ochagi chumy v Mongolii: annotirovannyj spisok. Bajkal'skij zoologicheskij zhurnal 2 (25): 92–103. (In Russian)].
- Вержущий Д.Б., Вержущая Ю.А., Холин А.В., Медведев С.Г. 2021. Граница ареалов двух подвидов блох – паразитов сусликов (*Citellophilus tesquorum sungaris* и *Citellophilus tesquorum altaicus*). Байкальский зоологический журнал 1 (29): 116–120. [Verzhutsky D.B., Verzhutskaya Ju.A., Kholin A.V., Medvedev S.G. 2021. The boundary of the areas of two subspecies of fleas – parasites of Ground squirrels (*Citellophilus tesquorum sungaris* and *Citellophilus tesquorum altaicus*). Baikalskij zoologičeskij žurnal 1 (29): 116–120. (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, obnaružennyh zarazhennymi vzbuditелем chumy v estestvennyh usloviyah. Stavropol', RIO IDNK, 34 p. (In Russian)].
- Июф И.Г. 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск, Орджоникидз. краев. изд-во, 116 с. [Ioff I.G. 1941. Voprosy ekologii bloh v svyazi s ih epidemiologicheskim znacheniem. Pyatigorsk: Ordzhonikidz. kraev. izd-vo, 116 s. (In Russian)].
- Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран Ближнего Зарубежья (с 1876 по 2016 год) / под ред. В.В. Кутырева и А.Ю. Поповой. 2016. Саратов, ООО Амирит, 248 с. [Kadastr epidemicheskikh i epizooticheskikh proyavlenij chumy na territorii Rossijskoj Federacii i stran Blizhnego Zarubezh'ya (s 1876 po 2016 god). Eds V.V. Kutyrev, A.Yu. Popova. 2016. Saratov, ООО Amirit, 248 s. (In Russian)].
- Каримова Т.Ю., Неронов В.М. 2007. Природные очаги чумы Палеарктики. М., Наука, 199 с. [Karimova T.Yu., Neronov V.M. 2007. Prirodnye ochagi chumy Palearktiki. M., Nauka, 199 s. (In Russian)].
- Козакевич В.П., Варшавский С.Н., Лавровский А.А. 1971. Природная очаговость чумы в тропической Африке (Конго, Уганда). Проблемы особо опасных инф. 6 (22): 43–49. [Kozakevich V.P., Varshavskij S.N., Lavrovskij A.A. 1971. Prirodnaya ochagovost' chumy v tropicheskoj Afrike (Kongo, Uganda). Problemy osobo opasnyh inf. 6 (22): 43–49. (In Russian)].
- Козакевич В.П., Варшавский С.Н., Лавровский А.А. 1972. Природная очаговость чумы в Южной Африке (ЮАР, Лесото, Мозамбик). Проблемы особо опасных инф. 6 (28): 5–16. [Kozakevich V.P., Varshavskij S.N., Lavrovskij A.A. 1972. Prirodnaya ochagovost' chumy v Yuzhnoj Afrike (YUAR, Lesoto, Mozambik). Problemy osobo opasnyh inf. 6 (28): 5–16. (In Russian)].

- Котти Б.К., Жильцова М.В. 2019. Значение блох (Siphonaptera) в природных очагах чумы. *Паразитология* 53 (6): 506–517. [Kotti B.K., Zhilzova M.V. 2019. A value of fleas (Siphonaptera) in the natural foci of plague. *Parazitologiya* 53 (6): 504–514. (In Russian)].
- Медведев С.Г. 1996. Географическое распространение семейств блох (Siphonaptera). *Энтомологическое обозрение* 4 (75): 815–833. [Medvedev S.G. 1996. Geographical distribution of families of fleas (Siphonaptera). *Entomologicheskoe Obozrenie* 76 (8): 978–992. (In Russian)].
- Медведев С.Г. 2009. Систематика, географическое распространение и пути эволюции блох. *Труды Зоологического института РАН* 3 (313): 273–282. [Medvedev S.G. 2009. Sistematika, geograficheskoe rasprostranenie i puti evolyucii bloh. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN* 3 (313): 273–282. (In Russian)].
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). *Паразитология* 53 (4): 267–282. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B. 2020. Diversity of Fleas, Vectors of plague pathogens: the flea *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). *Entomological Review* 100 (1): 45–57].
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К. 2019б. Разнообразие блох – переносчиков возбудителей чумы. Современные проблемы общей и частной паразитологии: Мат. III Междунар. паразитол. симпозиума. СПб. 181–185. [Medvedev S.G., Verzhutskij D.B., Kotti B.K. 2019b. Raznoobrazie bloh – perenoschikov vozbuditelej chumy. *Sovremennye problemy obshchej i chastnoj parazitologii: Mat. III Mezhdunar. parazitol. simpoziuma*. SPb. 181–185. (In Russian)].
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К. 2020. Разнообразие переносчиков возбудителя чумы: полигостальные паразиты – блохи рода *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). *Паразитология* 3 (54): 205–231. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2020. Diversity of vectors of plague pathogens: polyhostal parasites, fleas of the genus *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae). *Entomological Review* 100 (9): 1218–1235].
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К. 2021. Разнообразие переносчиков чумы: блохи рода *Frontopsylla* Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Leptopsyllidae). *Паразитология* 6 (55): 476–495. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2021. Diversity of Plague Vectors: Fleas of the Genus *Frontopsylla* Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Leptopsyllidae). *Entomological Review* 101 (9): 1–14].
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К. 2022а. Блохи рода *Paradoxopsyllus* Miyajima et Kodzumi, 1909 (Siphonaptera, Leptopsyllidae) и их роль в природных очагах чумы. *Паразитология* 3 (56): 179–200. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2022. Diversity of plague vectors: fleas of the genus *Paradoxopsyllus* Miyajima et Koidzumi, 1909 (Siphonaptera, Leptopsyllidae). *Entomological Review* 102 (5): 571–585].
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К. 2022б. Палеарктические виды блох рода *Xenopsylla* (Siphonaptera; Pulicidae), паразитирующие на песчанках (*Rhombomys*, *Meriones*), и их роль в природных очагах чумы. *Паразитология* 5 (56): 355–384. [Medvedev S.G., Verzhutskij D.B., Kotti B.K. 2022b. Palearctic flea species of the genus *Xenopsylla* (Siphonaptera: Pulicidae), parasitizing on gerbils (*Rhombomys*, *Meriones*), and their role in natural plague foci. *Parazitologiya* 5 (56): 355–384 (In Russian)].
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К., Илинский Ю.Ю. 2022 с. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы. Тезисы докладов XVI съезда Русского энтомологического об-ва. Москва, 22–26 августа 2022 г., 99. [Medvedev S.G., Verzhutskij D.B., Kotti B.K., Ilinskij Yu.Yu. 2022 с. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы. Тезисы докладов XVI съезда Русского энтомологического об-ва. Москва, 22–26 августа 2022 г., 99. (In Russian)].

- Raznoobrazie blokh (Siphonaptera) – perenoschikov vozbuditelej chumy. Tez. dokl. XVI s"ezda Russkogo entomologicheskogo ob-va. Moskow August 22-26, p. 99. (In Russian)].
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержущий Д.Б. 2019а. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Паразитология 3 (53): 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 99 (5): 565–579.]
- Никитин А.Я., Марамович А.С., Базанова Л.П., Окунев Л.П., Косилко С.А., Иннокентьева Т.И., Воронова Г.А. 2009. Эпизоотологическая характеристика природных очагов чумы Китая (обзор литературы). Мед. паразитология и паразитарные болезни 1: 51–58. [Nikitin A.Ya., Maramovich A.S., Bazanova L.P., Okunev L.P., Kosilko S.A., Innokent'eva T.I., Voronova G.A. 2009. Epizootologicheskaya harakteristika prirodnyh ochagov chumy Kitaya (obzor literatury). Med. parazitologiya i parazitarnye bolezni 1: 51–58. (In Russian)].
- Обеспечение эпидемиологического благополучия в природных очагах чумы на территории стран СНГ и Монголии в современных условиях /под ред. А.Ю. Поповой и В.В. Кутырева. 2018. Ижевск, ООО «Принт», 336 с. [Obespechenie epidemiologicheskogo blagopoluchiya v prirodnyh ochagah chumy na territorii stran SNG i Mongolii v sovremennyh usloviyah /pod red. A.Yu. Popovoj i V.V. Kutyreva. 2018. Izhevsk, ООО «Print», 336 s. (In Russian)].
- Попов Н.В., Куклев Е.В., Слудский А.А., Тарасов М.А., Матросов А.Н., Князева Т.В., Караваева Т.Б., Кутырев В.В. 2005. Ландшафтная приуроченность и биоценотическая структура природных очагов чумы дальнего зарубежья. Северная и Южная Америка, Африка, Азия. Проблемы особо опасных инф. 1 (89): 9–15. [Popov N.V., Kuklev E.V., Sludskij A.A., Tarasov M.A., Matrosov A.N., Knyazeva T.V., Karavaeva T.B., Kutyrev V.V. 2005. Landshaftnaya priurochennost' i biocenoticheskaya struktura prirodnyh ochagov chumy dal'nego zarubezh'ya. Severnaya i Yuzhnaya Amerika, Afrika, Aziya. Problemy osobo opasnyh inf. 1 (89): 9–15. (In Russian)].
- Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири / под ред. Г.Г. Онищенко, В.В. Кутырева. 2004. М., Медицина, 192 с. [Prirodnye ochagi chumy Kavkaza, Prikaspiya, Srednej Azii i Sibiri / pod red. G.G. Onishchenko, V.V. Kutyreva. 2004. M., Medicina, 192 pp. (In Russian)].
- Ралль Ю.М. 1958. Лекции по эпизоотологии чумы. Ставрополь, Ставропольское книжное изд-во, 244 с. [Rall' YU.M. 1958. Lekcii po epizootologii chumy. Stavropol', Stavropol'skoe knizhnoe izd-vo, 244 s. (In Russian)].
- Слудский А.А. 2014. Эпизоотология чумы (обзор исследований и гипотез). Ч. 1. Деп. в ВИНТИ 11.08.2014. № 231-В 2014. Приложение 2. Список переносчиков чумы (блохи, клещи, вши). Саратов, 302–313. [Sludskij A.A. 2014. Epizootologiya chumy (obzor issledovaniy i gipotez). Ch. 1. Dep. v VINITI 11.08.2014. № 231–V 2014. Prilozhenie 2. Spisok perenoschikov chumy (blohi, kleshchi, vshi). Saratov, 302–313. (In Russian)].
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И., Румак В.С., Данг Т.Д., Хоанг А.Т., Лыонг Т.М. 2011. Структура и генезис эпизоотических систем «грызун–блоха–микроб *Yersinia pestis*» в ценозах Вьетнама, включая территории экоцида. В кн.: Окружающая среда и здоровье человека в загрязненных диоксинами регионах Вьетнама. М. Товарищество научных изданий КМК, 202–258. [Suntsov V.V., Suntsova N.I., Rumak V.S., Dang T.D., Hoang A.T., Lyong T.M. 2011. Struktura i genezis epizooticheskikh sistem «gryzun–bloha–

микроб *Yersinia pestis*» в ценозах В'єтнама, vкlyuchaya territorii ekocida. V kn.: Okruzhayushchaya sreda i zdorov'e cheloveka v zagryaznennykh dioksinami regionah V'єtnama. M., Товарищество научных изданий КМК, 202–258. (In Russian)].

- Сунцов В.В., Сунцова Н.И. 2013. Замечания о блохах *Xenopsylla vexabilis* Jordan., 1925 (Pulicidae: Siphonaptera) во Вьетнаме в связи с проблемой антропогенных очагов чумы. Паразитология 6 (47): 422–436. [Suntsov V.V., Suntsova N.I. 2013. Zamechaniya o blohah *Xenopsylla vexabilis* Jordan, 1925 (Pulicidae: Siphonaptera) vo V'єtname v svyazi s problemoj antropogennykh ochagov chumy. Parazitologiya 6 (47): 422–436. (In Russian)].
- Amatre G., Babi N., Ensre N.E., Ogen-Odoi A., Atiku L.A., Akol A., Gage R.L., Eisen R.J. 2009. Flea diversity and infestation prevalence on rodents in a plague-endemic region of Uganda. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 81 (4): 718–724.
- Andrianarimanana V., Kreppel K., Elissa N., Duplantier J.-M., Carniel E., Rajerison M., Jambow R. 2013. Understanding the Persistence of Plague Foci in Madagascar. PLOS Neglected Tropical Diseases 7 (11): 1–8.
- Barnes A.M. 1982. Surveillance and control of bubonic plague in the United States. Symposia of the Zoological Society of London 50: 237–70.
- Beaucournu J.C., Launay H. 1990. Les Puces (Siphonaptera) de France et du Bassin Méditerranéen occidental. 548 pp.
- Bolormaa G., Undraa B., Baigalmaa M., Otgonbaatar D. 2010. Plague in Mongolia. Vector-Borne and Zoonotic Diseases 1 (10): 69–75.
- Braack L.E.O., Horak I.G., Jordaan L.C., Segerman J., Louw J.P. 1996. The comparative host status of red veld rats (*Aethomys chrysophilus*) and bushveld gerbils (*Tatera leucogaster*) for epifaunal arthropods in the southern Kruger National Park, South Africa. Onderstepoort Journal of Veterinary Research 63: 149–158.
- Burroughs A.L. 1947. Sylvatic plague studies: the vector efficiency of nine species of fleas compared with *Xenopsylla cheopis*. Journal of Hygiene 45: 371–96.
- Davis D.H.S. 1953. Plague in Africa from 1935 to 1949. A Survey of Wild Rodents in African Territories. Bulletin of the World Health Organization 9: 665–700.
- De Meillon B., Davis D.H.S., Hardy F. 1961. Plague in Southern Africa. v. 1. The Siphonaptera (excluding Ischnopsyllidae). Pretoria, 280 pp.
- Duchemin J.-B. 2003. Biogéographie des puces de Madagascar. Paris, 254 pp.
- Eduardo S.L., Mercado B.S. 1981. Notes on ectoparasites of rats (*Rattus norvegicus*) inhabiting market places in the city of Manila. Philippine Journal of Veterinary Medicine 20: 67–75.
- Eisen R.J., Wilder A.P., Bearden S.W., Monteneri J.A., Gaage K.L. 2007. Early-phase transmission of *Yersinia pestis* by unblocked *Xenopsylla cheopis* (Siphonaptera, Pulicidae) is as efficient as transmission by blocked fleas. Journal of Medical Entomology 44: 678–682.
- Eisen R.J., Eisen R., Wilder A.P., Bearden S.W., Monteneri J.A., Gaage K.L. 2009. Studies of Vector Competency and Efficiency of North American Fleas for *Yersinia pestis*: State of the Field and Future Research Needs. Journal of Medical Entomology 4 (46): 737–744.
- Engelthaler D.M., Hinnebusch B.J., Rittner C.M., Gage K.L. 2000. Quantitative competitive PCR as a technique for exploring flea-*Yersinia pestis* dynamics. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 62: 552–560.

- Eskey C.R., Haas V.H. 1940. Plague in the western part of the United States. Public Health Bulletin 254: 1–83.
- Gage K.L., Kosoy M.Y. 2005. Natural history of plague: perspectives from more than a century of research. Annual Review of Entomology 50: 505–528.
- Goyle A.M. 1927. On the Transmission of Plague by the *Xenopsylla astia* and *X. cheopis*. Preliminary Observations. The Indian Medical Gazette, June. 317–318. Goyle A.M. 1928. Comparative Experiments on the Transmission of Plague by Fleas of the Genus *Xenopsylla* (*Cheopis* and *Asia*) with a Discussion on the Flea-Species Distribution in its Relation to the Incidence of Plague. Indian Journal of Medical Research 15: 837–860.
- Gracio A.J., et Gracio M.A. 2011. Plague in Angola. Acta Parasitológica Portuguesa 1-2 (18): 1–10.
- Guo R., Aimaiti X., Dang H., Mahemuti, Hailili P., Maken A., Sailimanazi B., Zhon Z., Burenmingli, Li W., Cui Y. 2020. An epidemic analysis of the animal plague in southern Tianshan Mountains in Xinjiang, China and eastern Pamir Plateau of Central Asia border areas. Chinese Journal of Vector Biol. and Control 1: 16–20.
- Gupta M.L., Sharma A. 2007. Pneumonic Plague, Northern India, 2002. Emerging Infectious Diseases 4 (13): 664–666.
- Hinnebusch B.J., Chouikha I., Sun J.C. 2016. Ecological opportunity, evolution, and the emergence of flea-born plague. Infection and Immunity 84: 1932–1940.
- Hinnebusch B.J., Jarett C.O., Bland D.M. 2017. “Fleaing” the Plague: Adaptation of *Yersinia pestis* to Its Insect Vector That Lead to Transmission. Annual Review of Microbiology 71: 215–232.
- Holdenried R. 1952. Sylvatic plague studies: VII. Plague transmission potentials for the fleas *Diamanus montanus* and *Polygnis gwyni* compared with *Xenopsylla cheopis*. Journal Infectious Diseases 90: 131–140.
- Holms B.E. 2003. Ecology and Persistence of Sylvatic Plague in Phillips County Montana. Graduate Student Thesis Dissertation Univ. of Montana. 72 pp.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1953. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. Vol. 1. London, University Press, Cambridge, XV+361 pp.
- Horak I.G., Beaucournu J.-C., Braack L.E.O. 2004. Parasites of domestic and wild animals in South Africa. XLIV. Fleas (Insecta: Siphonaptera: Pulicidae) collected from 15 carnivore species. Onderstepoort Journal of Veterinary Research 71: 9–14.
- Kartman L., Prince F.M., Quan S.F. 1958. Studies of *Pasteurella pestis* in fleas. VII. The plague-vector efficiency of *Hystrichopsylla linsdalei* compared with *Xenopsylla cheopis* under experimental conditions. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 7: 317–322.
- Klein J.M. 1963. Données faunistiques et écologiques sur les puces des Merions d'un foyer naturel de peste au Kurdistan Iranien. Bulletin de la Société de pathologie exotique 6: 1202–1239.
- Klein J.M., Uilenberg G. 1966. Données faunistiques et sur les puces de Madagascar (Siphonaptera). Entomologie Médicale 4 (8): 31–60.
- Klein J.M., Alonso J.M., Baranton G., Poulet A.R., Mollaret H.H. 1975a. La Peste en Mauritanie. Médecine Maladies Infectieuses 5 (4): 198–207.
- Klein J.M., Poulet A.R., Simonkovich E. 1975b. Observations écologiques dans une zone épidémiologique de peste en Mauritanie. 1. Les longévités en particulier *Gerbillus gerbillus* Oliver, 1981 (Rodentia, Gerbillinae). Cahiers O.R.S.T.O.M. Série Entomologie Médicale et Parasitologie 13 (1): 13–28.
- Lorange E.A., Race B.L., Sebbane F., Hinnebusch B.J. 2005. Poor vector competence of fleas and the evolution of hypervirulence in *Yersinia pestis*. Journal of Infectious Diseases 191: 1907–1912.

- Malek M.A., Bitam I., Drancourt M. 2016. Plague in Arab Maghreb, 1940-2015: a review. *Frontiers in Medicine* 4: 1–6.
- Maleki-Ravasan N., Solhjoui-Farad S., Beaucournu J.-C., Laudisoit A., Mostafavi E. 2017. The Fleas (Siphonaptera) in Iran: Diversity, Host Range, and Medical Importance. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 11 (11): 1–24.
- Missonne X. 1977. Un foyer naturel de peste in Libye. *Annales de la Société Belge de Médecine Tropicale* 57 (3): 163–168.
- Mitchell J.A., Pirie J.H.H., Ingram A. 1927. The Plague problem in South Africa: Historical, bacteriological and entomological studies, Publications of the South African Institute for Medical Research 3 (20): 89–104.
- Moore S.M., Monaghan A., Borchert J.N., Mpanga J.T., Atiku L.A., Boegler K.A., Monteneri J., MacMillan K., Gage K.L., Eisen R.J. 2015. Seasonal fluctuations of small mammal and flea communities in a Ugandan plague focus: evidence to implicate *Arvicanthis niloticus* and *Crocidura* spp. as key hosts in *Yersinia pestis* transmission. *Parasites & Vectors* 8 (11): 1–15.
- Munyenyiwa A., Zimba M., Nhwatima T., Barson M. 2019. Plague in Zimbabwe from 1974 to 2018: a review article. *Public Library of Science. Neglected tropical diseases* 13 (11): 1–17.
- Perry R.D. 2003. A Plague of fleas – survival and transmission of *Yersinia pestis*. *American Society for Microbiology* 7 (69): 336–340.
- Peus F. 1977. Flöhe aus Anatolien und anderen Ländern des Nahen Ostens. Wien. 111 S.
- Plague in Americas 1963. Pan American Health Organization. Washington. 145 pp.
- Pollitzer R. 1952. Plague Studies. 7. Insect Vectors. *Bulletin of the World Health Organization* 7: 231–342.
- Rajamannar V., Govindarajan R., Kumar A., Samuel P. 2022. A review of public health important fleas (Insecta, Siphonaptera) and flea-borne diseases in India. *Journal of Vector Borne Diseases* 1 (59): 12–21.
- Ramalingaswami V. 1995. Plague in India. *Nature Medicine* 1: 1237–1239.
- Schneider M.C., Najera P., Aldighieri S., Galan D.I., Bertherat E., Ruiz A., Dumut E., Gabastou J.M., Espinal M.A. 2014. Where Does Human Plague Persist in Latin America? *PLoS Neglected Tropical Diseases* 2 (8): 1–14.
- Shangula K. 1998. Successful plague control in Namibia. *South African Medical Journal* 88 (11): 1428–1430.
- Shahraki A.H., Carniel E., Mostafavi E. 2016. Plague in Iran: Its History and Current Status. *Epidemiology and Health* 38: 1–12.
- Tavares C., Aragao A.I., Leal N.C., Leal-Bambino T.C., Oliveira M.B.M., Almeida A.M.P. 2012. Plague in Brazil: From Now and Then. *Advances in Exp. Medicine and Biology* 7: 69–77.
- The Atlas of plague and its environment in the People's Republic of China. 2000. Beijing, Science Press. 221 pp.
- Van Der Mescht L., Matthee S. 2017. Host range and distribution of small mammal fleas in South Africa, with a focus on species of medical and veterinary importance. *Medical and Veterinary Entomology* 4 (31): 402–413.
- Velimirovic B. 1972. Plague in South-East Asia (A brief historical summary and present geographical distribution). *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 3 (66): 479–504.
- Wheeler C.M., Douglas J.R. 1941. Transmission studies of sylvatic plague. *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine* 47: 65–66.
- Wheeler C.M., Douglas J.R. 1945. Sylvatic plague studies. V. The determination of vector efficiency. *Journal of the Infectious Diseases Society of America* 77: 1–12.
- Ziwa M.H., Matee M.I., Hangombe B.M., Lyamuya E.F., Kilonzo B.S. 2013. Plague in Tanzania: an overview. *Tanzania Journal of Health Research* 15 (4): 1–9.

SPECIES OF THE GENUS *XENOPSYLLA* (SIPHONAPTERA; PULICIDAE)
AS VECTORS OF PLAGUE INFECTION IN ITS NATURAL FOCI

S. G. Medvedev, D. B. Verzhutsky, B. K. Kotti

Keywords: fleas, Siphonaptera, species vectors of plague pathogen, taxonomic diversity, *Xenopsylla*

SUMMARY

In the review, the peculiarities of distribution, host–parasite relations, and significance as vectors of plague of the fleas of the genus *Xenopsylla* (Pulicidae) are analyzed. Spatial distribution of plague foci all over the world and the role of this genus fleas in circulation of the plague pathogen in various regions of the planet are considered. It is shown that out of at least 255 existing natural foci of plague around the world in which the circulation of the pathogen occurs independently of the other foci, in 114 foci the only main vectors or members of the main vector pool are the fleas of the genus *Xenopsylla*. Among 21 flea species of this genus found naturally infected with the plague microbe in nature, 17 species are considered as main vectors of this pathogen in a given number of foci; in Africa and Southeast Asia, the role of the flea *X. cheopis* is the most significant.

УДК 595.421

ФЕНОМЕН ПРИСАСЫВАНИЯ И ПИТАНИЯ ГОЛОДНЫХ КЛЕЩЕЙ (IXODOIDEA) НА СЫТЫХ И ПИТАЮЩИХСЯ ОСОБЯХ СВОЕГО ИЛИ ЧУЖОГО ВИДОВ: ПРОБЛЕМЫ ТЕРМИНОЛОГИИ

© 2023 г. И. В. Успенский*

Иерусалимский еврейский университет, Израиль

*e-mail: igorusp.acarina@gmail.com

Поступила в редакцию 17.03.2023 г.

После доработки 15.05.2023 г.

Принята к публикации 23.05.2023 г.

Питание голодных клещей надсемейства Ixodoidea на сытых или питающихся особях своего (или чужого) видов неоднократно отмечалось, главным образом, при лабораторном культивировании клещей. В данном сообщении внимание обращено на терминологический разнобой в классификации данного феномена, особенно заметный в русскоязычной литературе. «Каннибализм» не может считаться валидным термином для его характеристики, поскольку предполагает непереносимое уничтожение (поедание) особи-жертвы того же вида, тогда как клещи, служащие источником пищи для других особей, как правило, сохраняют жизнеспособность. Термин «омовампиризм», получивший распространение исключительно в работах русскоязычных авторов, представляется крайне спорным. «Вампиризм» – термин не биологический, а фольклорный, и его использование в научном обиходе абсолютно нелегитимно. Термин «клептопаразитизм», на первый взгляд, хорошо отражающий специфику рассматриваемого явления, весьма расплывчат и покрывает слишком разные формы взаимоотношений между живыми организмами. Широко используемый в последнее время термин «гиперпаразитизм» кажется наиболее подходящим для классификации рассматриваемого феномена.

Ключевые слова: клещи, питание, паразитизм, каннибализм, омовампиризм, клептопаразитизм, гиперпаразитизм

DOI: 10.31857/S0031184723040026, **EDN:** KHAVPQ

Первый известный случай прикрепления голодного клеща к питающейся особи был описан в конце 19-го столетия (Barber, 1895) и касался самца *Amblyomma variegatum* Fabricius, 1798 (*Hyalomma venustum* Michael, 1893 согласно принятой в то время классификации). Этот самец «случайно прикрепился к питающейся самке (того же вида – И.У.) – ошибка, приведшая к преждевременной смерти обеих особей»

(р. 199). В дальнейшем, случаи прикрепления и присасывания голодных клещей к сытым или питающимся особям своего и чужого видов (и даже родов) периодически описывались в литературе. Это явление регистрировалось у представителей обоих основных семейств Ixodoidea, Argasidae и Ixodidae, хотя количество публикаций, касающихся аргасовых клещей, безусловно, превалирует.

Как правило, питание клещей на других особях отмечалось как побочный (иногда курьезный) факт при лабораторном культивировании аргасовых клещей. В большинстве случаев наблюдалось питание голодных самцов и более молодых (мелких) нимф на питающихся или сытых самках и более "взрослых" (крупных) нимфах, причем гибель клещей, подвергшихся нападению (жертва), регистрировалась достаточно редко.

В отношении иксодовых клещей имеется небольшое число работ, где регистрировалось присасывание голодных или недопитавшихся особей к питающимся или уже напивавшимся самкам в подсемействе Amblyomminae (группа Metastriata). Что касается клещей рода *Ixodes* (подсемейство Ixodinae, или группа Prostriata), самцам которых в большинстве свойственна афагия (Arthur, 1962; Балашов, 1967; Леонович, 2022), указания на присасывание самцов к самкам заслуживают специального рассмотрения. Такому рассмотрению, вместе с анализом биологического и эпидемиологического аспектов данного феномена, будет посвящено отдельное сообщение. Здесь же мы уделим внимание той терминологической разноголосице, которая сопутствует его описанию, особенно в русскоязычной литературе.

ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Во многих случаях прикрепление и питание одних особей клещей на других особях определялись просто как паразитизм (Sergent, 1930; Moorhouse, Heath, 1975) (случайный паразитизм у Анастоса [Anastos, 1948]) или гомопаразитизм в случае участия в питании клещей одного вида (Bhat, 1969; Norval, 1974). Это определение соответствует принятой характеристике паразитизма – использование одним живым организмом другого в качестве источника питания и/или среды обитания при нахождении их в антагонистическом симбиозе (Балашов, 1982). Однако желание терминологически отделить питание голодных клещей на питающихся или напивавшихся особях от их рутинного питания кровью позвоночных животных вызвало к жизни использование других терминов, не всегда адекватно отражающих описываемое явление, что, безусловно, мешает его правильной интерпретации.

Каннибализм

Первым из таких терминов стал каннибализм (Павловский, 1929; Theodor, 1932; Francis, 1938; Петрищева, 1947; Филиппова, 1966; Балашов, 1967 и др.). Стоит отметить, что первые из известных нам авторов, обратившие внимание на эту особенность

биологии клещей, были более осторожны в определениях – они отмечали феномен, «близко родственный (closely related to) каннибализму» (Hooker et al., 1912, p. 32). Дэвис (Davis, 1941), оперируя этим термином, указал, тем не менее, на неправомерность его применения (“a misnomer” – p. 432) по отношению к питанию клещей на клещах. Позже Чеботаревич (1950) также обратил внимание на этот момент. Однако многие авторы продолжали использовать термин каннибализм и в дальнейшем (Клюшкина, 1956; Никитина, 1959; Васильева, Ершова, 1980; Phillips et al., 1995; Alekseev, Dubinina, 1996). Действительно, каннибализм не может считаться валидным термином для характеристики описываемого явления, поскольку предполагает (а) нападение на особей только своего вида (следовательно, для фактов межвидового нападения нужен другой термин) и, главное, (б) непереносимое уничтожение (поедание) особи-жертвы. Именно в таком смысле этот термин употребляется в отношении различных групп членистоногих: растительноядных клещей (Schausberger, 2003), пауков (Wilder, Rypstra, 2008), многих насекомых (Santana et al., 2012; Booth et al., 2017; Uspensky, Braun, 2020). (Мы не касаемся хорошо известных примеров среди позвоночных животных). В случае же клещей гибель особей, подвергшихся нападению, является исключением, а не правилом.

Омовампиризм

Исключительно в российской литературе получил распространение весьма эпатажный термин «омовампиризм», введенный Чеботаревичем (1950) и получивший авторитетную поддержку Поспеловой-Штром (1953). В последующем этот термин широко использовался советскими и российскими авторами в научной литературе (Узаков, 1961; Алексеев, Чунихин, 1990; Alekseev, 1991; Alekseev, Dubinina, 1996), а также в учебной и справочной литературе, где его относят исключительно к аргасовым клещам (Ланге, 1969; Поспелова-Штром, 1974; Васильева, Ганушкина, 2017). Особенно востребованным этот термин оказался в научно-популярных презентациях. Некоторые авторы используют данный и предыдущий термины как взаимозаменяемые (Alekseev, Dubinina, 1996).

Правомерность введения нового термина представляется нам достаточно спорной, как в лингвистическом, так и в смысловом аспектах. Частица «омо» есть французский вариант произношения “homo” (от греческого “homos”, т. е. равный, одинаковый, общий). В русскоязычной научной литературе, однако, исторически принят немецкий вариант произношения – «гомо» (гомогамия, гомогенный, гомозиготный и т. д.). Непонятно, чем данное произношение предпочтительнее принятого ранее и уже на протяжении более чем столетия используемого в научной практике. И уж совсем абсурдной представляется попытка буквального представления этого термина на английском

языке – “omovampirism” (Alekseev, 1991; Alekseev, Dubinina, 1996), что делает его абсолютно непонятным для англоязычного читателя.

Кровососущие клещи считаются «временными облигатными паразитами» (Балашов, 1967), питающимися кровью позвоночных животных. Причина замены принятого по отношению к кровососущим членистоногим понятия «паразитизм» (см. выше) термином «вампиризм» не поддается пониманию. «Вампиризм» вообще не биологический, а фольклорный термин (Barber, 1988). Он привнесен в зоологию на основании свидетельств суеверных испанских конкистадоров и колонистов (Fenton, 1992; Зотов, 2021), встретившихся в Южной Америке с летучими мышами подсемейства *Desmodontinae* (вампировые летучие мыши, или десмодовые), питающимися кровью теплокровных животных. В научной литературе, однако, эти существа классифицируются как паразиты (Кузякин, Второв, 1971). Прояснить эту смысловую нелепость можно лишь путем дополнительных объяснений («омовампиризм – внутривидовой паразитизм» [Поспелова-Штром, 1953]), а при переводе путем замены термина на более понятный *homoparasitism* (Moorhouse, 1966; Buczek et al., 2019) или, сохраняя предложенную терминологию, *homovampirism* (Uspensky, 2008; Gray et al., 2014).

Таким образом, термин «омовампиризм», несостоятельный как в лингвистическом, так и в смысловом плане, вносит серьезную путаницу в устоявшуюся научную терминологию и вряд ли может считаться легитимным.

Клептопаразитизм

Имеется еще один термин, который, на первый взгляд, очень точно отражает специфику рассматриваемого нами явления. Клептопаразитизм (от греческого “klepto” – вору) – это насильственное или тайное присвоение одной особью кормового или гнездового ресурса другой особи своего или чужого вида (Iyengar, 2008). Этот термин изначально использовался в отношении птиц, но сейчас охватывает животных самых разных групп, от позвоночных (млекопитающие, птицы, рептилии, рыбы) до гидроидных полипов (Iyengar, 2008). Поведение многих членистоногих (и паукообразных, и насекомых) также может быть определено как клептопаразитизм. В результате получился весьма расплывчатый термин, который покрывает слишком разные формы взаимоотношений между живыми организмами, от захвата чужого ресурса путем умерщвления особей другого вида (шмели-кукушки [Lhomme, Hines, 2019]) до комменсализма, возникающего как результат конкуренции между особями одного вида (крабы-боксеры, дерущиеся за обладание морскими анемонами, выполняющими защитную функцию на клешнях крабов [Schnytzer et al., 2017]). Насколько нам известно, в отношении клещей вариант этого термина (клептогеофагия) использовался лишь однажды (Plowright, 1981).

Гиперпаразитизм

В последнее время основным термином, используемым для описания рассматриваемого феномена, стал «гиперпаразитизм» (hyperparasitism) (Votava et al., 1974; Helmy et al., 1983; Labruna et al., 2007; Durden et al., 2018; Williamson, Schwan, 2018; Buczek et al., 2019; Llanos-Soto et al., 2019; Rodrigues et al., 2023). Применительно к нашему случаю этот термин вполне легитимен (Балашов, 2009) и никоим образом не противоречит общепринятому понятию «паразитизм» (см. выше). Следует заметить, что этот же термин широко применяется в энтомологии при использовании одним паразитом (паразитоидом) другого как станции обитания и источника питательных веществ для определенной фазы развития паразитоида (Sullivan, 1987; Godfray, 1994). При этом по завершении развития паразитоида используемый им паразит погибает, что в корне противоречит определению паразитизма. (Анализ этого противоречия, однако, не является темой настоящего рассмотрения). Наиболее известные паразитоиды принадлежат к отряду перепончатокрылых (Hymenoptera). Акарологам хорошо известен наездник *Ixodiphagus hookeri*, паразитирующий в напитавшихся нимфах иксодовых клещей, который рассматривался и продолжает рассматриваться как потенциальный агент борьбы с клещами-переносчиками (Uspensky, 1996; Hu et al., 1998).

Таким образом, «гиперпаразитизм», безусловно, наиболее валидный термин для классификации явления, рассматриваемого в настоящей статье, и желательно, чтобы этот термин начал использоваться и в русскоязычной литературе. Для большей конкретизации необходимо дополнительно определять его как внутривидовой (conspecific или intraspecies) или межвидовой (heterospecific или interspecies).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Цель настоящего сообщения – способствовать унификации терминологии, используемой при описании крайне интересного и слабо изученного феномена биологии клещей. Любое явление должно определяться термином, однозначно понимаемым всеми заинтересованными лицами. К сожалению, в научной литературе в целом и в паразитологической в частности существует серьезный понятийный разнобой, затрудняющий сравнительный анализ описываемых явлений. О недостаточности понятий и недоработанности паразитологических терминов писал Беклемишев более 60 лет назад (1961). Приходится констатировать, что вопросы терминологии в паразитологии до сих пор остаются предметом острых дискуссий и различных рекомендаций (Леонович, 2019; Van der Wal, Haug, 2019).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен И.С. Васильевой и И.Д. Иоффе-Успенской за конструктивные замечания, возникшие у них при прочтении чернового варианта статьи, а также Е.З. Дубновой за лингвистическую консультацию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.Н., Чунихин С.П. 1990. Обмен вирусом клещевого энцефалита между иксодовыми клещами, совместно питающимися на животных с подпороговым уровнем вирусемии. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 2: 48–50. [Alekseev A.N., Chunikhin S.P. 1990. Exchange of the tick-borne encephalitis virus between ixodid ticks simultaneously feeding on the animals with the subthreshold level of viremia. *Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni* 2: 48–50. (in Russian)].
- Балашов Ю.С. 1967. Кровососущие клещи (Ixodoidea) – переносчики болезней человека и животных. Л.: Наука, 320 с. [Balashov Yu.S. 1967. Bloodsucking ticks (Ixodoidea) – vectors of diseases of man and animals. Leningrad, Nauka, 320 pp. (in Russian)].
- Балашов Ю.С. 1982. Паразито-хозяйинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука, 316 с. [Balashov Yu.S. 1982. Parasite-host relationships of arthropods with terrestrial vertebrates. Leningrad, Nauka, 316 pp. (in Russian)].
- Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб.: Наука, 358 с. [Balashov Yu.S. 2009. Acari and insect parasitism on terrestrial vertebrates. St. Petersburg, Nauka, 358 pp. (in Russian)].
- Беклемишев В.Н. 1961. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций эктопаразитов и нидиколов. Зоологический журнал 40 (2): 149–158. [Beklemishev V.N. 1961. Notions and terms used in quantitative study of populations of ectoparasites and nidicoles. *Zoologicheskii Zhurnal* 40 (2): 149–158. (in Russian)].
- Васильева И.С., Ганушкина Л.А. 2017. Клещи, вредящие здоровью человека. Ростов н/Дону: Феникс. 157 с. [Vasilieva I.S., Ganushkina L.A. 2017. Ticks damaging human health. Rostov n/Don, Phoenix, 157 pp. (in Russian)]. ISBN 978-5-222-27441-5
- Васильева И.С., Ершова А.С. 1980. Влияние плотности популяции клеща *Ornithodoros papillipes* (Argasidae) на яйцекладку в условиях эксперимента. Паразитология 14 (5): 392–397. [Vasilieva I.S., Ershova A.S. 1980. The influence of *Ornithodoros papillipes* population density (Argasidae) on oviposition under experimental conditions. *Parazitologiya* 14 (5): 392–397. (in Russian)].
- Зотов С. 2021. Культурная история летучей мыши. Нож. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://knife.media/bat/> [Zotov S. 2021. Cultural history of the bat. Nozh. Режим доступа: <https://knife.media/bat/> (in Russian)].
- Клюшкина Е.А. 1956. Редкий случай каннибализма у клещей семейства Ixodidae. Зоологический журнал 35 (4): 614–615. [Klyushkina E.A. 1956. A rare case of cannibalism in ticks of Ixodidae family. *Zoologicheskii Zhurnal* 35 (4): 614–615. (in Russian)]*.
- Кузякин А.П., Второв П.П. 1971. Подотряд Кожановые, или Летучие мыши (Vespertilioidei). В кн.: Наумов Н.П. (Ред.). Жизнь животных. Т. 6. Млекопитающие, или звери. М., Просвещение, 111–120. [Kuzyakin A.P., Vtorov P.P. 1971. The subtype Vespertilioidei. In: Naumov N.P. (Editor). *Zhizn' zhivotnykh*. V. 6. Mlekovitayushchiye ili Zveri. Moscow, Prosveshcheniye: 111–120. (in Russian)].
- Ланге А.Б. 1969. Подтип Хелицеровые (Chelicerata). В кн.: Зенкевич Л.А. (Ред.). Жизнь животных. Т. 3. Беспозвоночные. М., Просвещение: 10–134. [Lange A.B. 1969. The subtype Chelicerata. In: Zenkevich L.A. (Editor). *Zhizn' Zhivotnykh*. V. 3. Bespozvonochnye. Moscow, Prosveshcheniye: 10–134. (in Russian)].
- Леонович С.А. 2019. О типах паразитизма иксодовых клещей (Ixodidae). Паразитология 53 (5): 416–420. [Leonovich S.A. 2019. Types of parasitism of the hard ticks (Ixodidae). *Parazitologiya* 53 (5): 416–420. (in Russian)]. doi: 10.1134/S0031184719050053
- Леонович С.А. 2022. Афагия самцов у иксодовых клещей подсемейства Ixodinae. Паразитология 56 (4): 267–281. [Leonovich S.A. 2022. Male aphagia in ixodid ticks of the subfamily Ixodinae. *Parazitologiya* 56 (4): 267–281. (in Russian)]. doi: 10.31857/S0031184722040019
- Никитина Р.Е. 1959. Явление каннибализма у клещей *Argas persicus* (Oken, 1818). ДАН СССР 129 (3): 711–712. [Nikitina R.E. 1959. Cannibalism among *Argas persicus* (Oken, 1818). *Doklady Akademii Nauk SSSR* 129 (3): 711–712. (in Russian)]*.

* Английские версии названий статей на русском языке даны в соответствии с таковыми в библиографии Хугстрала (Hoogstraal H. 1970–1988. Bibliography of Ticks and Tickborne Diseases, V. 1–8).

- Павловский Е.Н. 1929. Клеши *Ornithodoros* в связи с проблемой клещевого тифа вообще и в Средней Азии в частности. В кн.: Животные паразиты и некоторые паразитарные болезни человека в Таджикистане. Л., Наркомздрав СССР, 84–122. [Pavlovsky E.N. 1929. Ticks of the genus *Ornithodoros* in connection with the problem of the tick-borne relapsing fever in general and in Central Asia in particular. In: Zhivotnye parasyty i nekotorye parazytarnye bolezni cheloveka v Tadjikistane. Leningrad, Narkomzdrav SSSR, 84–122. (in Russian)]*.
- Петрищева П.А. 1947. Канибализм у клещей *Ornithodoros* как возможный путь передачи спирохет клещевого возвратного тифа. Новости медицины 5: 24–26. [Petrishcheva P.A. 1947. Cannibalism in *Ornithodoros* ticks as a possible transmission route for spirochetes of tick-borne relapsing fever. Novosti Meditsiny 5: 24–26. (in Russian)]*.
- Поспелова-Штром М.В. 1953. Клеши-орнитодорины и их эпидемиологическое значение. М.: Медгиз. 236 с. [Pospelova-Shtrom M.V. 1953. Ornithodorinae ticks and their epidemiological importance. Moscow, Medgiz, 236 pp. (in Russian)]*.
- Поспелова-Штром М.В. 1974. Аргасовые клещи. В кн.: Дербенева-Ухова В.П. (Ред.), Руководство по медицинской энтомологии. М., Медицина: 270–283. [Pospelova-Shtrom M.V. 1974. Argasid ticks. In: Rukovodstvo po meditsinskoj entomologii. Moscow, Medgiz: 270–283. (in Russian)].
- Узакон У.Я. 1961. Омовампиризм у иксодовых клещей. Зоологический журнал 40 (4): 608–609. [Uzakov U.Ya. 1961. Intraspecific parasitism (omovampirism) in ixodid ticks. Zoologicheskii Zhurnal 40 (4): 608–609. (in Russian)]*.
- Филиппова Н.А. 1966. Аргасовые клещи (Argasidae). Фауна СССР, Паукообразные, Т. 4. Вып. 3. М.-Л., Наука, 256 с. [Filippova N.A. 1966. Argasid Ticks (Argasidae). Fauna SSSR, Paukoobraznye, V. 4, Issue 3. Moscow–Leningrad, Nauka, 256 pp. (in Russian)].
- Чеботаревич Н.Д. 1950. К изучению эпидемического (клещевого) рекурренса и клещей *Ornithodoros* в Ставропольском крае. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 19 (6): 519–521. [Chebotarevich N.D. 1950. The study of epidemic (tick-borne) recurrence and *Ornithodoros* ticks in the Stavropol' Region. Meditsinskaya Parazitologiya i Parazytarnye Bolezni 19 (6): 519–521. (in Russian)].
- Alekseev A.N. 1991. Ecology of tick-borne encephalitis virus: part of Ixodidae ticks males in its circulation. Ecological Parasitology 1: 51–62.
- Alekseev A.N., Dubinina H.V. 1996. Venereal and cannibalistic ways of *Borrelia burgdorferi* sensu lato exchange between males and females of *Ixodes persulcatus* (Ixodidae, Acarina). Roczniki Akademii Medycznej w Bialymstoku 41: 103–110.
- Anastos G. 1948. Accidental parasitism of a tick by a tick. Psyche 55: 36–37.
- Arthur D.R. 1962. Ticks and Disease. Oxford, New York, Pergamon Press, 445 pp.
- Barber C.A. 1895. The tick pest in the tropics. Nature 52 (1339): 197–200.
- Barber P. 1988. Vampires. Burial and Death: Folklore and Reality. N.Y., Yale Univ. Press, 244 pp.
- Bhat V.K.M. 1969. Parasitism of males of *Ornithodoros* (*Pavlovskyella*) *tholozani* var. *crossi* (Laboulene & Megnin, 1882) Argasidae: Ixodoidea, on fed nymphs and females of the same species. Journal of Bombay Natural History Society 66: 401–403.
- Booth E., Alyokhin A., Pinatti S. 2017. Adult cannibalism in an oligophagous herbivore, the Colorado potato beetle. Insect Science 24: 295–302. doi: 10.1111/1744-7917.12286
- Buczek A., Bartosik K., Buczek A.M., Buczek W., Stanko M. 2019. Conspecific hyperparasitism in the *Hyalomma excavatum* tick and considerations on the biological and epidemiological implications of this phenomenon. Ann. Agricultural Environmental Medicine 26: 548–554. doi: 10.26444/aaem/110128
- Davis G.E. 1941. *Ornithodoros parkeri* Cooley: Observations on the biology of this tick. Journal of Parasitology 27: 425–433.
- Durden L.A., Gerlach R.F., Beckmen K.B., Greiman S.E. 2018. Hyperparasitism and non-nidicolous mating by male *Ixodes angustus* ticks (Acari: Ixodidae). Journal of Medical Entomology 55: 766–768. doi: 10.1093/jme/tiv012

- Fenton B.M. 1992. The vampire bat. In: Bats. Oxford & N.Y., Facts on File Inc.: 149–155.
- Francis E. 1938. Longevity of the tick *Ornithodoros turicata* and of *Spirochaeta recurrentis* within this tick. Public Health Report 53: 2220–2241.
- Godfray H.C.J. 1994. Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton, N.J., Princeton University Press, 473 pp.
- Gray J.S., Estrada-Peña A., Vial L. 2014. Ecology of nidicolous ticks. In: Sonenshine D.E., Roe R.M. (Editors). Biology of Ticks, V. 2. New York, Oxford Univ. Press, 39–60.
- Helmy N., Khalil G.M., Hoogstraal H. 1983. Hyperparasitism in *Ornithodoros erraticus*. Journal of Parasitology 69: 229–233.
- Hooker W.A., Bishop F.C., Wood H.P. 1912. The life history and bionomics of some North American ticks. Washington, Govern. Printing Office, 239 pp.
- Hu R., Hyland K.R., Oliver J.H., Jr. 1998. A review on the use of *Ixodiphagus* wasps (Hymenoptera: Encyrtidae) as natural enemies for the control of ticks (Acari: Ixodidae). Systematic and Applied Acarology 3: 19–28. <https://doi.org/10.11158/saa.3.1.3>
- Iyengar E.V. 2008. Kleptoparasitic interactions throughout the animal kingdom and re-evaluation, based on participant mobility, of the conditions promoting the evolution of kleptoparasitism. Biological Journal of the Linnean Society 93: 745–762. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008>
- Labruna M.B., Ahid S.M.M., Soares H.S., Suassuna A.C.D. 2007. Hyperparasitism in *Amblyomma rotundatum* (Acari: Ixodidae). Journal of Parasitology 93: 1531–1532. doi: 10.1645/GE-1277.1
- Lhomme P., Hines H.M. 2019. Ecology and evolution of cuckoo bumble bees. Annals of the Entomological Society of America 112: 122–140. <https://doi.org/10.1093/aesa/say031>
- Llanos-Soto S., Muñoz-Leal S., González-Acuña D. 2019. Hyperparasitism in the seabird tick *Ornithodoros amblyus* (Acari: Argasidae). Systematic and Applied Acarology 24: 525–528. <https://doi.org/10.11158/saa.24.3.16>
- Moorhouse D.E. 1966. Observations on copulation in *Ixodes holocyclus* Neumann and the feeding of the male. Journal of Medical Entomology 3: 168–171.
- Moorhouse D.E., Heath A.C.G. 1975. Parasitism of female ticks by males of the genus *Ixodes*. Journal of Medical Entomology 12: 571–572.
- Norval R.A.I. 1974. Copulation and feeding in males of *Ixodes pilosus* Koch, 1844 (Acarina: Ixodidae). Journal of the Entomological Society of Southern Africa 37: 129–133.
- Ntiama-Baidu Y. 1986. Parasitism of female *Ixodes (Afrioxodes) moreli* (Acari: Ixodidae) by males. Journal of Medical Entomology 23: 484–488.
- Phillips J.S., Adeyeye O., Bruni D. 1995. Respiratory metabolism of the soft tick, *Ornithodoros turicata* (Dugès). Experimental and Applied Acarology 19: 103–115. doi: 10.1007/BF00052550
- Plowright W. 1981. African swine fever. In: Davis I.W., Karstad L.H., Trainer D.O. (Editors). Infectious Diseases of Wild Mammals, 2nd Ed. Ames, Iowa, Iowa University Press: 178–190.
- Rodrigues D.S., Labruna M.B., Ferreira L.L., Leite R.C. 2023. First description of conspecific hyperparasitism in *Amblyomma sculptum*. Ticks and Tick-Borne Diseases 14: 102092. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2022.102092>
- Santana A.F.K., Roselino A.C., Cappelari F.A., Zucoloto F.S. 2012. Cannibalism in insects. In: Panizzi A.R., Parra J.R.P. (Eds), Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management. Boca Raton, CRC Press: 177–194.
- Schausberger P. 2003. Cannibalism among phytoseiid mites: A review. Experimental and Applied Acarology 29: 173–191. doi: 10.1023/a:1025839206394
- Schnytzer Y., Gimán Y., Karplus I., Achituv Y. 2017. Boxer crabs induce asexual reproduction of their associated sea anemones by splitting and intraspecific theft. PeerJ 5: e2954. doi: 10.7717/peerj.2954
- Sergent A. 1930. Presentation d'une nymphe de tique parasitant une autre nymphe de la même espèce. Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du nord 21: 195–196.
- Sullivan D.J. 1987. Insect hyperparasitism. Annual Review of Entomology 32: 49–70.

- Theodor O. 1932. Über *Ornithodorus coniceps* Canestrini in Palästina. Zeitschrift für Parasitenkunde 5: 69–79.
- Uspensky I. 1996. Tick-borne encephalitis prevention through vector control in Russia: An historical review. Review of Medical and Veterinary Entomology 84: 679–689.
- Uspensky I. 2008. Argasid (soft) ticks (Acari: Ixodida: Argasidae). In: Capinera J.L. (Editor). Encyclopedia of Entomology. 2nd Edition. V. 1. Dordrecht, Springer Science: 283–288.
- Uspensky I., Braun S. 2020. Cannibalism in mosquito larvae during microbial larvicide potency tests. Folia Parasitologica 67: 005. doi: 10.14411/fr.2020.005
- Van der Wal S., Haug J.T. 2019. Letter to the editor referencing “The apparent kleptoparasitism in fish-parasitic gnathiid isopods”. Parasitology Research 118: 1679–1682. doi: 10.1007/s00436-019-06281-2
- Votava C.L., Rabalais F.C., Ashley D.C. 1974. Transmission of *Dipetalonema viteae* by hyperparasitism in *Ornithodorus tartakovskyi*. Journal of Parasitology 60: 479.
- Wilder S.M., Rypstra A.L. 2008. Sexual size dimorphism predicts the frequency of sexual cannibalism within and among species of spiders. American Naturalist 172: 431–440. doi: 10.1086/589518
- Williamson B.N., Schwan T.G. 2018. Conspecific hyperparasitism: an alternative route for *Borrelia hermsii* transmission by the tick *Ornithodoros hermsi*. Ticks and Tick-Borne Diseases 9: 334–339. doi: 10.1016/j.ttbdis.2017.11.00

THE PHENOMENON OF ATTACHMENT AND FEEDING OF UNFED TICKS (IXODOIDEA) ON FED AND FEEDING SPECIMENS OF THE SAME OR DIFFERENT SPECIES: TERMINOLOGICAL ISSUES

I. V. Uspensky

Keywords: ticks, feeding, parasitism, cannibalism, homovampirism, kleptoparasitism, hyperparasitism

SUMMARY

The feeding by unfed ticks on engorged or feeding specimens of the same (or different) species has been repeatedly documented in laboratory colonies of ticks of the subfamily Ixodoidea. We review the lack of terminological consistency in descriptions of this phenomenon, especially in Russian-language papers. The term “cannibalism” is clearly inapplicable, since it necessarily involves the destruction of the victim by way of consumption (which concerns only specimens of the same species), whereas the tick specimens used as a source for feeding by other ticks typically remain viable. “Homovampirism” (омовампиризм), which is found exclusively in the Russian-language literature, is also unsuitable, “vampirism” being a folkloric word and as such inappropriate for use in the scientific literature. The term “kleptoparasitism”, which appears to reflect the specificity of this phenomenon, is vague and covers many different types of relationships between living organisms. “Hyperparasitism” appears to be the most fitting name for this phenomenon widely used now by acarologists. When using this term, it would be necessary to specify whether the parasitism is conspecific or heterospecific.

УДК 595.425:57.022

СЕКРЕТ ДЕРМАЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARIFORMES, PARASITENGONINA, HYDRACHNIDIA) И ЕГО СТРУКТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

© 2023 г. А. Б. Шатров*

ФГБУН Зоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: Andrey.Shatrov.1954@mail.ru

Поступила в редакцию 27.03.2023 г.

После доработки 28.06.2023 г.

Принята к публикации 01.07.2023 г.

Рассмотрены особенности процесса секреции дермальных желез водяных клещей (Acariformes, Parasitengonina, Hydrachnidia) и секрет, который продуцируется этими железами и который представляет собой нитчатую субстанцию – шелк. Процесс шелкопрядения и организация шелковой нити у водяных клещей проанализированы в сравнительном аспекте с другими членистоногими. Показано, что шелкопрядение широко распространено у водяных клещей, но, в связи с трудностью идентификации, ранее не было выявлено и зафиксировано. Данный процесс не связан с размножением, а предположительно обеспечивает поимку жертв водяных клещей – мелких членистоногих. Строение шелковой нити является простейшим среди всех известных типов шелка у насекомых и пауков и принципиально одинаково у изученных в этом плане водяных клещей. Шелк и шелкопрядение отсутствуют у всех других наземных паразитенгон и выработались у водяных клещей в связи с обитанием в водной среде в целях успешной конкурентной борьбы за ресурсы.

Ключевые слова: водяные клещи, дермальные железы, шелк, морфология, Hydrachnidia

DOI: 10.31857/S0031184723040038, **EDN:** KHCXRG

Членистоногие секретируют множество различных субстанций, среди которых существенное место занимает нитчатый волокнистый белковый продукт, называемый шелком (Rudall, Kenchington, 1971; Craig, 1997, 2003). Шелк секретируют представители многих группировок членистоногих, среди которых главное место занимают пауки (Kovoor, Zylberberg, 1980, 1982; Stubbs et al., 1992; Foelix, 1996; Vollrath et al., 1996; Craig et al., 2000; Knight, Vollrath, 2002; Vollrath, 2000; Bakker De et al., 2006; Spunner et al., 2007; Blackledge et al., 2009; Blackledge, 2013). Шелкопрядение также

свойственно ложноскорпионам (Hunt, 1970; Schaller, 1971; Kovoog, 1987; Annamalai, Jayaprakash, 2012), клещам (Wallace, Mahon, 1972; Alberti, Ehrnsberger, 1977; Bolland, 1983; Gerson, 1985; Manson, Gerson, 1996; Alberti, Coons, 1999), ракообразным (различные отряды и семейства) (Kakui, Hiruta, 2014; Kronenberger et al., 2012) и насекомым, включая многоножек (Akai, 1984; Sehnal, Akai, 1990; Akai et al., 2003; Yonemura et al., 2006; Sutherland et al., 2010; Ashton et al., 2011; Young, Merritt, 2003; Büsse et al., 2015; Hatano, Nagashima, 2015; Osborn Popp et al., 2016; и др.). Эти и другие авторы, используя разнообразные методы, внесли огромный вклад в изучение шелка членистоногих и отдельных их групп.

Показано, что шелк состоит преимущественно из фибриллярных белков, но может также содержать нейтральные и кислые полисахариды, в частности, у ручейников (Engster, 1976), а также другие углеводные компоненты (Kovoog, Zylberberg, 1980). Способность к шелкопрядению возникала в эволюции разных групп неоднократно и независимо, поэтому органы, вовлеченные в этот процесс, не являются гомологичными (Craig, 1997; Johnson et al., 2006; Sutherland et al., 2010). Считается, что чем раньше данная функция развилась в той или иной группе в ходе эволюции, тем более дифференцированы органы, ее обеспечивающие, и тем больший спектр жизненных «задач», осуществляемых тем или иным видом шелка (Craig, 1997, 2003). В круг этих задач, которые осуществляют органы шелкопрядения, входят строительство ловчих сетей для поимки жертвы, организация убежищ и выводковых камер для потомства, а также различного рода коммуникации и расселение. В целом, можно полагать, что способность к шелкопрядению значительно увеличивает жизненный потенциал членистоногого, расширяет пределы его взаимодействия со средой и усиливает его позиции в конкурентной борьбе за ресурсы.

В общей сложности, у членистоногих существуют всего четыре группы органов, участвующих в шелкопрядении. Во-первых, это уже имевшиеся ранее органы, но полностью или частично видоизменившие свои функции для осуществления новых функций. К таковым можно отнести трансформированные слюнные железы, связанные с ротовым аппаратом, что свойственно насекомым (Sehnal, Akai, 1990; Akai et al., 2003) и клещам (Alberti, Ehrnsberger, 1977), а также выделительные органы, а именно, мальпигиевы сосуды, соединенные с противоположным концом пищеварительного тракта, через который секреторные продукты могут выделяться во внешнюю среду, что наблюдается у насекомых (Sehnal, Akai, 1990). Органы, относящиеся ко второй группе, по-видимому, не имели предшественников в виде самостоятельных систем, которые ранее не были связаны с шелкопрядением и развивались в каждой группе *de novo*. Это, прежде всего, несколько видов абдоминальных паутинных желез пауков, которые могут секретировать до шести типов шелка одновременно (Craig et al., 2000),

а также генитальные, анальные и особые дермальные железы, которые характерны для ряда насекомых (Young, Merritt, 2003; Büsse, 2015) и клещей (см. далее). Весьма характерно и важно для дальнейшего рассмотрения проблемы, что каждый вид насекомого секретирует только один вид шелка для вполне определенной цели, тогда как у пауков таких целей может быть много, и для каждой используется особый тип шелка со своим типом белка (Craig et al., 2000).

Клещи

Среди клещей шелкопрядение свойственно представителям клады Acariformes, тогда как представители Parasitiformes полностью лишены данной функции. Секреция шелка у наземных акариформных клещей показана у представителей ряда семейств – Tetranychidae, Bdellidae, Cunaxidae, Camerobiidae и Eriophyidae (Wallace, Mahon, 1972; Alberti, Ehrnsberger, 1977; Bolland, 1983; Gerson, 1985; Manson, Gerson, 1996; Alberti, Coons, 1999; Clotuche et al., 2011; Kanazawa et al., 2011; Le Goff et al., 2011; Fernandez et al., 2012; Yano, 2012). У всех этих клещей, за исключением эриофиид, у которых источник шелка точно не определен, шелк секретируют модифицированные слюнные, так называемые паутинные железы, а выделяется он посредством терминальных отверстий на лапках пальп. В частности, у бделлид шелк используется для построения линочной камеры, яйцевого кокона, а также для захвата потенциальных жертв (Alberti, Ehrnsberger, 1977). Взрослые бделлиды обездвиживают своих жертв, прикрепляя их к субстрату отдельными шелковыми нитями, тогда как кунаксиды плетут подобие ловчей паутины, которая состоит из двух типов нитей (Alberti, Ehrnsberger, 1977).

Тетраниховые клещи секретируют большие объемы паутины для защиты колонии, а также используют отдельные нити для коммуникации и расселения. В последнем случае образуются клубки, которые состоят из ассоциаций нитей и самих клещей и которые разносятся потоками воздуха (Clotuche et al., 2011). Считается, что псевдоскорпионы (Kovoog, 1987; Annamalai, Jayaprakash, 2012) и клещи – это две группы, у которых шелкопрядение обеспечивается именно модифицированными слюнными железами (Gerson, 1985; Alberti, Coons, 1999). Шелковые нити, формируемые наземными акариформными клещами, отличаются гидрофобными свойствами, а также обладают адгезивными качествами, т.е. липкостью.

Паразитенгоны

Паразитенгоны – крупнейшая группировка высших акариформных клещей в ранге подотряда (hyporder Parasitengonina) (Dabert et al., 2016) и включает как наземные, так и пресноводные семейства. Последние объединены в группировку, или кладу пресноводных водяных клещей Hydrachnidia, которую часто трактуют в ранге фаланги. Все паразитенгоны, как наземные, так и пресноводные, характеризуются сложным жизненным циклом с чередованием активных и покоящихся стадий (Шатров, 2000).

Первая активная стадия в жизненном цикле паразитенгон – гетероморфная шестиногая личинка. Личинки семейства Trombiculidae паразитируют на наземных позвоночных, тогда как личинки других семейств, включая многочисленные семейства пресноводных клещей, паразитируют на насекомых и, реже, моллюсках. Активные дейтонимфы и взрослые клещи – хищники. По неизвестным пока причинам ни для одного из семейств наземных паразитенгон (паразитических личинок, свободноживущих дейтонимф и взрослых клещей) не характерно шелкопрядение. Можно предположить, что индивидуальная активность клещей этой группировки позволяет им быстро вступать во взаимодействие с жертвой или хозяином, а высокая плодовитость исключает необходимость в специальной защите кладок. Этот вопрос нуждается в дальнейшей как теоретической, так и практической проработке.

Водяные клещи

Водяные клещи (Hydrachnidiae), по данным Даберт с соавторами (Dabert et al., 2016), представляют собой крупнейшую, насчитывающую порядка 6000 видов, группировку паукообразных, которая населила пресноводные бассейны и активно распространилась в них около 235 миллионов лет назад. В настоящий исторический период водяные клещи успешно обитают в разнообразных пресноводных экосистемах Земного шара, причем отличаются огромным видовым разнообразием, а также морфологическими и экологическими специализациями. В частности, некоторые представители водяных клещей перешли к афагии на личиночной стадии развития и приступают к линьке на протонимфальную стадию без паразитического питания личинок (Вайнштейн, 1978). Другие, например представители семейства Unionicolidae, перешли к кругложизненному паразитизму на нимфальных и взрослой стадиях развития в мантийной полости и на жабрах двустворчатых моллюсков сем. Unionidae (Edwards, Vidrine, 2006). При этом личинки этих клещей паразитируют на личинках комаров-звонцов (Chironomidae). Существуют и другие разнообразные примеры экологических специализаций и определенных трансформаций жизненного цикла у водяных клещей (Вайнштейн, 1978).

Несмотря на многочисленность водяных клещей и их достаточное морфологическое и экологическое разнообразие, достоверных примеров активного шелкопрядения в целях осуществления жизненно важных функций ранее у них не было выявлено. Вместе с тем было показано, что у групп с непрямым процессом оплодотворения самцы вырабатывают так называемые направляющие нити (guiding threads) за счет деятельности специальных желез генитального аппарата, что, очевидно, предопределяет успешный поиск сперматофоров самками (Schaller, 1971; Witte, 1991; Proctor, 1992; Alberti, Coons, 1999; Witte, Döring, 1999). Этот процесс ограничивается периодом размножения клещей весной и ранним летом, причем у представителей родов

Limnochares и *Limnesia*, о которых речь пойдет ниже, наблюдается так называемое полное разобщение полов (complete dissociation), когда самцам для откладки сперматофоров не требуется присутствия самки или воздействия с ее стороны (Proctor, 1992). Кроме того, область покрытия субстрата направляющими нитями, в частности, у *Limnesia* не превышает области, на которой откладываются сперматофоры, что значительно снижает значение этих нитей в выявлении сперматофоров самками (Witte, 1991). Никаких других форм выработки шелка водяными клещами ранее не было обнаружено. Стоит отметить, что у всех паразитенгон, в т.ч. водяных клещей (как личинок, так и последующих стадий), имеются очень крупные слюнные железы. Открываясь своими протоками в субхелицеральное пространство, т.е. в область ротового аппарата, эти железы принимают участие исключительно в обработке пищи и ни в какой мере не могут быть использованы в процессах шелкопрядения.

Дермальные железы водяных клещей

Известно, что в отличие от всех прочих паразитенгон, взрослые водяные клещи, а, возможно, и нимфальные стадии, обладают особыми дермальными железами (Шатров, 2013). У разных видов водяных клещей их количество различно и может достигать 16 пар желез, расположенных по всему телу как с дорсальной, так и с вентральной стороны (Wiles, 1997). Происхождение дермальных желез, причем не только у водяных клещей, связывают с разрастанием эпидермиса и, в частности, клеток, окружающих рецепторные волоски (Sutherland et al., 2010; Young, Merritt, 2003; Büsse et al., 2015). Иными словами, эти структуры оказываются эволюционно связанными морфологически и функционально, но к настоящему времени, в частности, у водяных клещей, происходит их частичное или полное разобщение (Shatrov, 2008, 2013; Shatrov, Soldatenko, 2016, 2022; Shatrov et al., 2019). Несмотря на то, что эти железы называются дермальными, это очень крупные органы, занимающие довольно значительный объем в полости тела клещей наряду с другими органами – мозгом, слюнными и коксальными железами, средней кишкой, экскреторным органом и половой системой. Нужно подчеркнуть, что дермальные железы в равной степени выражены у обоих полов. В настоящее время известно по крайней мере два типа дермальных желез – «обычные» железы (common dermal glands), которые, собственно, и составляют основную их массу, и так называемые идиосомальные железы (idiosomal dermal glands), которые в количестве только одной пары расположены в вентральной области тела клещей (Shatrov, 2008). Секреторный продукт у этих двух типов дермальных желез принципиально разный. Существуют и отклонения от описанной закономерности в расположении и количестве дермальных желез. Так, в частности, примитивный водяной клещ *Limnochares aquatica* (L., 1758), относящийся к кладе протогидрахнидий (Protohydrachnidia) (Dabert et al., 2016), обладает множественными

однотипными дермальными железами, имеющими крайне специфическую организацию (Shatrov et al., 2019). Идиосомальные железы у этого клеща не выражены.

На поверхность тела клещей дермальные железы открываются небольшими продолговатыми выводными отверстиями, которые в литературе по водяным клещам называются glandуляриями (glandularia). Расположение glandулярий на поверхности тела у разных групп водяных клещей строго закономерно, и в зависимости от этого glandулярии имеют различные обозначения (дорсо-glandулярии, вентро-glandулярии, латеро-glandулярии и т.д.) (Wiles, 1997). Закономерности в расположении и количестве glandулярий, вне зависимости от морфологии самих дермальных желез, принято рассматривать в качестве важного фактора в филогенетических построениях внутри клады водяных клещей (Wiles, 1997). Как правило, на поверхности тела клеща вблизи glandулярии либо даже у одного из ее полюсов расположен тонкий механорецепторный волосок. В ряде случаев, однако, такой волосок может отсутствовать либо может располагаться на некотором расстоянии от glandулярии, не имея с ней никакой видимой морфологической связи. Поскольку внутренняя кутикулярная арматура выводных отверстий всех дермальных желез достаточно близка по своей организации (исключение, пожалуй, составляет *L. aquatica*, у которых имеются некоторые особенности в строении выводного отверстия), можно с уверенностью полагать, что все дермальные железы происходят из одного источника и гомологичны друг другу (Шатров, 2013).

Среди паразитенгон дермальные железы выявлены пока только у водяных клещей. Можно допустить, что эти структуры являются синапоморфией и новоприобретением этой клады, возникшим после освоения ее представителями пресноводных бассейнов. Это произошло, как упоминалось выше, около 235 миллионов лет назад (Dabert et al., 2016). При этом, в связи с огромным разнообразием и численностью водяных клещей, остается не совсем ясным, все ли водяные клещи без исключения снабжены дермальными железами и каково их действительное морфологическое и функциональное разнообразие. Изученные в этом отношении к настоящему времени водяные клещи обнаруживают, при сходном строении выводного отверстия, довольно значительные различия в организации их секреторного отдела как в отношении общей морфологии секреторной альвеолы, так и тонкого строения самих секреторных клеток (Shatrov, 2008, 2013; Shatrov, Soldatenko, 2016, 2022; Shatrov et al., 2019). Тем не менее секреторный продукт дермальных желез водяных клещей, что можно видеть на тонких срезах, в основном представляет собой достаточно длинные тяжи однородного электронно-плотного вещества, секреторные гранулы, которые, после высвобождения из клеток, находятся во внутриаальвеолярной полости железы и ориентированы в сторону выводного отверстия. Важно отметить, что в стрессовых ситуациях, например, при фиксации, вынимании из воды, надавливании и т.д., клещ самопроизвольно вы-

деляет этот секрет в виде сравнительно коротких сильно скрученных однородных тяжей до 3 мкм в диаметре. В естественной водной среде, которую в известном смысле можно воспроизвести в лаборатории в небольших емкостях, клещи выделяют секрет совершенно иного рода, о чем будет говориться далее.

Точное функциональное назначение дермальных желез водяных клещей до настоящего времени остается не выясненным. Принимая во внимание общий объем этих желез во внутреннем пространстве клеща, очевидно, что их функциональная нагрузка достаточно велика. Ранее считалось и, наверное, считается по сей день, что дермальные железы, выделяя предположительно ядовитый секрет, служат для отпугивания хищников, в частности, рыб, когда те случайно или намеренно заглатывают клещей (Kerfoot, 1982; Smith, Hagman, 2002; Proctor, Garga, 2004). При этом раздражение волоска, который находится рядом с железой, в ротовой полости рыбы служит своего рода триггерным механизмом для высвобождения секрета из дермальных желез. По предположению других исследователей (Böttger, 1962; Proctor, 1991, 1992) дермальные железы выделяют половые феромоны, а машущие движения четвертой пары ног вдоль тела, что свойственно многим водяным клещам и является их характерной особенностью, способствует распространению пахучих веществ в воде либо увеличивает ток воды около рецепторных систем, ответственных за репродуктивное поведение (Smith, Hagman, 2002). Необходимо иметь в виду, что подобные машущие движения ног характерны для обоих полов и вне периода размножения. Существует довольно много аргументов как «за», так и «против» упомянутых версий функции дермальных желез, рассмотрение которых не входит в задачу этой статьи. Важно отметить, что в точности зафиксировать и продемонстрировать процесс секреции дермальных желез у водяных клещей как в лабораторных условиях, так, тем более, в природной среде в силу целого ряда технических и других сложностей пока не представляется возможным.

Шелк и шелкопрядение у водяных клещей

Ранее, в результате длительного содержания взрослых водяных клещей ряда видов, в частности, *Limnesia maculata* (O.F. Müller, 1776) (Limnesiidae), в культуре было обнаружено, что при одиночном содержании клещей через некоторое время после поминки в природе и помещении в контейнер с чистой водой вода в контейнере мутнеет, а через 10-15 дней в воде образуются отчетливые полупрозрачные беловатые хлопья. При высокой интенсивности подобного «процесса» помутнение воды можно было обнаружить в течение нескольких часов или даже минут, особенно, если клеща поместить в каплю воды на предметном стекле. Никакой бактериальной контаминации воды в контейнерах при этом обнаружено не было. После замены воды на чистую, подобное явление при наблюдении за одним и тем же клещом могло возобновляться

через произвольный промежуток времени – дни, недели или даже месяцы. При этом вода в контейнере оставалась чистой. Никакие частицы растений в качестве субстрата либо мелкие водные членистоногие в качестве потенциального корма в контейнер не вносили.

Изучение этой хлопьевидной субстанции с помощью светового микроскопа на предметном стекле позволяет обнаружить тончайшие нитевидные структуры, которые произвольно переплетаются в разных направлениях и которые представляет собой, очевидно, секреторный продукт клеща, когда он находится в относительно свободном состоянии. При этом, помимо таких нитей, секрет может в большей или меньшей степени содержать и другие не нитчатые более плотные и неоформленные компоненты. Подобные процессы секреции в той или иной степени наблюдаются у всех водяных клещей, содержавшихся в лаборатории. Особенно отличился в этом плане взрослый клещ *Limnesia undulata* (O.F. Müller, 1776), который за один сезон секретировал в общей сложности огромное количество практически чистого нитчатого секрета. Высока степень подобной секреции и у клещей *L. aquatica*, которые могут производить большие массы беловатого хлопьевидного нитчатого продукта. Но такая ситуация может наблюдаться не всегда и не у всех клещей, и часто приходится ждать длительное время, прежде чем клещ начнет производить секрет, в котором чистого нитчатого продукта может и не быть.

Тем не менее подобные наблюдения не оставляют сомнения в том, что водяные клещи при определенных условиях секретируют нитчатый продукт, а именно, шелк, очевидно, обеспечивающий определенные процессы их жизнедеятельности (Shatrov et al., 2014, 2016). В связи с мелкими размерами клещей, незначительной общей массой шелка, его пространственной разобщенностью с самими клещами, а также незначительными временными интервалами его активной секреции, этот процесс ранее никем не наблюдался и не был отчетливо воспроизведен в экспериментах, тем более что клещи крайне редко содержались в лабораториях длительное время, достаточное для регистрации процесса шелкопрядения.

Сам процесс секреции, т.е. выведения во внешнюю среду нитчатой субстанции, или шелка, водяными клещами предположительно является активным процессом, наподобие того, как это происходит у пауков, в частности у водяного паука *Argironeta aquatica* (Clerck, 1757) (Araneae, Cybaeidae) (Bakker et al., 2006), у которого несколько видов шелка служат для разных целей – перемещения, строительства водяного колокола, организации выводковых камер, прикрепления к субстрату и т.д. У водяных клещей этот процесс, вероятно, связан с уже упоминавшимися машущими движениями четвертой пары ног, которым, видимо, в какой-то мере помогают сходные движения и других пар. Не оспаривая другие, ранее высказанные версии машущего движения ног

у водяных клещей, не связанного с плаванием в толще воды, можно предположить, однако, что подобными движениями клещ, в т.ч. способствует очищению поверхности тела, формированию и организации шелковых нитей, выделяющихся из выводных отверстий дермальных желез. Таким образом, осуществляется настоящий, т. е. истинный процесс активного шелкопрядения. Клещ как бы смахивает с себя производимый им секреторный продукт и вытягивает его при этом в бесконечно длинную и тонкую нить. Важно помнить, что машущие движения ногами производят как самцы, так и самки. Это может свидетельствовать против «феромонной теории», тем более, что дермальные железы в одинаковой степени свойственны обоим полам.

Среди ранее высказанных предположений относительно назначения шелка в жизнедеятельности клещей (Shatrov et al., 2016, 2019) версия о его назначении в качестве ловчего «инструмента» практически не упоминалась. Однако, в свете полученных данных, версия о том, что шелк, как и ловчие сети у пауков, представляет собой приспособление для отлова мелких водных организмов – потенциальных жертв водяных клещей – выглядит наиболее предпочтительной. Водяные клещи, не способные догнать активно передвигающихся мелких водных членистоногих, например, дафний, в природных водоемах, вынуждены прибегать к дополнительным средствам их отлова и обездвиживания. Косвенно об этом свидетельствует тот факт, что клещи активно производят шелк в раннелетний период, когда они активно участвуют в процессе размножения, и им для этого требуются энергетические ресурсы. В лаборатории весь этот процесс в комплексе воспроизвести довольно трудно. Так, внесение дафний *Daphnia magna* Strauss, 1820 в небольшие емкости с клещами, удобные для наблюдений, не провоцирует клещей к шелкопрядению, поскольку они в таких емкостях легко ловят своих жертв, не прибегая к вспомогательным средствам.

Строение шелковой нити

Детальные морфологические исследования шелковых нитей водяных клещей показывают, что отдельная нить представляет собой бесконечно длинную однородную не ветвящуюся полую трубку, иногда с остаточным содержимым, порядка 1–2 мкм в диаметре. Эти трубки совершенно произвольно переплетаются в водной среде, но могут при определенных условиях изгибаться, перегибаться под разными углами как пустой водяной шланг или даже обрываться. Такие трубки практически не способны к растяжению, но рвутся при этом с большим трудом, что определяет их высокий предел прочности (tensile strength), возможно, сопоставимый с таковым у пауков (Foelix, 1996), хотя нить паучьей паутины способна к растяжению.

Исследования шелка водяных клещей *Limnochares aquatica*, *Limnesia undulata* и *L. maculata* в просвечивающем электронном микроскопе (TEM) (Shatrov et al., 2014, 2016) показывают, что шелковые трубки у этих видов имеют принципиально одина-

ковое строение и организованы крайне просто. Стенки трубок шириной 300-600 нм имеют волокнистое строение и образованы тончайшими филаментами, переплетающимися под различными углами к продольной оси трубок. На внутренней стороне поверхность стенки ровная, тогда как на наружной стороне стенки, обращенной к среде, филаменты ориентированы в основном перпендикулярно к поверхности и образуют довольно рыхлую зону. Кроме того, стенки трубки могут формировать 2-3 слоя, разделенных пустым промежутком либо могут истончаться с образованием сквозных отверстий. Никакие другие компоненты в стенках трубок не были выявлены. Внутреннее пространство трубок преимущественно свободно от каких-либо структур либо слабо-пузырчатое. Такие трубки при изучении их в сканирующем электронном микроскопе (SEM) или атомно-силовом микроскопе (AFM) выглядят как плоские реплики со спавшимися стенками. Гораздо реже внутреннее пространство трубок может содержать неоформленную электронно-плотную пузырьчатую субстанцию, при этом трубки при исследовании образцов шелка в SEM или AFM имеют вид «наполненного водяного шланга» с соответствующим рельефом.

Рыхлая поверхность трубок создает, вероятно, некий адгезивный эффект, что способствует слипанию самих трубок при их переплетении с формированием своего рода сетчатой конструкции, а также прилипанию к такой сети потенциальных жертв. Это лишний раз подчеркивает высокую вероятность ловчего характера подобного рода шелка у водяных клещей. Поскольку вода является более вязкой средой, чем воздух, предполагаемая упругость переплетающихся шелковых нитей водяных клещей, т.е. способность их к растяжению, не имеет столь высокого значения, как упругость нитей ловчих сетей пауков в воздушной среде (Foelix, 1996), и должна быть скорее всего ниже упругости паучьей нити.

Сравнение тонкой морфологии шелка водяных клещей и паутины пауков (Stubbs et al., 1992; Vollrath et al., 1996; Sponner et al., 2007) показывает, что нить паутины устроена гораздо сложнее и организована по коаксиальному принципу, что, видимо, позволяет слоям такой нити перемещаться относительно друг друга, создавая значительную упругость и высокую прочность на разрыв. Можно полагать, что шелковая нить водяных клещей, в отличие от паучьей нити, обладает низкой упругостью, но, в то же время, высокой прочностью на разрыв. Эти факторы, наряду с липкостью, могут, очевидно, в высокой степени связывать движения потенциальных жертв водяных клещей.

Процесс секреции белковых компонентов шелка в шелковых железах у насекомых и пауков (Kovoor, Zylberberg, 1980, 1982; Sehnal, Akai, 1990; Knight, Vollrath, 2002; и др.) протекает сложнее, чем в дермальных железах водяных клещей. Шелк-секретирующие, или шелкопрядильные железы у насекомых и пауков обладают

сложным строением, часто подразделяются на отделы, а прекурсоры шелка, высвобождающиеся в просвет, имеют жидкокристаллическую природу (Kerkam et al., 1991; Vollrath, Knight, 2001; Sutherland et al., 2010; Ashton et al., 2011; и др.), значительно отличающуюся от крупных оформленных секреторных гранул водяных клещей. Выделяясь из выводных отверстий желез, такая полужидкая субстанция затвердевает на воздухе или претерпевает соответствующие изменения в воде, как у ручейников или водяных пауков, подвергаясь определенному биохимическому и(или) механическому процессингу по формированию нити со стороны самого животного (Sehnal, Akai, 1990; Craig, 1997, 2003). Наоборот, у водяных клещей секреторный продукт, находящийся в полости железы, уже имеет плотную консистенцию, что выглядит вполне оправданно в условиях окружающей водной среды. Выделяясь из выводных отверстий, такой секрет для того, чтобы превратиться в полую трубку, должен быть подвергнут определенному и весьма сильному механическому воздействию со стороны клеща, активные манипуляции которого мы и наблюдаем.

Биохимические аспекты организации шелка водяных клещей

Биохимическая сторона изучения шелковых волокон водяных клещей еще находится в стадии разработки, хотя в этом отношении был предпринят ряд экспериментов.

Учитывая уникальность такого явления, как продукция паутины клещами, можно предположить, что белки паутины клещей являются независимым эволюционным приобретением и примером параллелизма в эволюции, а возможное сходство аминокислотного состава фибриллярных белков определяется только физико-химическими принципами. Для решения этой задачи необходимо прежде всего идентифицировать белки паутины клещей и сравнить аминокислотные последовательности с известными белками паутины, шёлка и другими секретируемыми фибриллярными белками членистоногих.

С целью идентификации белковых компонентов шелковых нитей водяных клещей был проведён анализ образцов паутины *L. aquatica* методом ВЭЖХ-МАЛДИ tandem-масс-спектрометрии. Образцы паутины *L. aquatica* визуально представляют собой однородное волокнистое вещество, гидролизующее трипсином и другими протеазами без остатка. Для образца *L. aquatica* было получено около двух тысяч спектров фрагментации, однако, ввиду отсутствия видоспецифичной белковой базы данных, не удалось идентифицировать ни одного белка. Поэтому отсутствие видоспецифичной базы аминокислотных последовательностей остаётся главным препятствием к идентификации белков паутины водяных клещей. Однако, исходя из того, что белки паутины *L. aquatica*, в отличие от паутины наземного растительноядного клеща *Tetranychus urticae* (C.L. Koch, 1836), успешно гидролизуются ферментами, можно сделать вывод о значительном различии аминокислотного состава белков паутины у *L. aquatica*

и *T. urticae* (неопубликованные данные). Для дальнейшего биохимического анализа паутины водяных клещей необходимо получение видоспецифичной базы данных, например, путём прочтения транскриптома клеща, активно продуцирующего паутину, что представляется весьма сложной и неоднозначной задачей.

Кроме того, были предприняты и другие попытки биохимического исследования белков паутины водяных клещей. Так, например, SDS-электрофорез паутины *L. aquatica* в полиакриламидном геле выявил 15 белковых линий с молекулярным весом от 20 до 170 kDa с массой 0.5-1.0 нг на линию (Shatrov et al., 2019). Указанные значения молекулярного веса белков паутины существенно выше значений, полученных ранее относительно секрета дермальных желез этого же вида (около 30 kDa) (Kirstein, Martin, 2009, 2010), и значительно ниже молекулярного веса паутины паука-кругопряда *Argiope aurantia* (Lucas, 1833) (до 200 kDa) (Stubbs et al., 1992). Эти данные могут свидетельствовать о полимеризации белков в процессе их трансформации в нить после выведения секрета во внешнюю среду.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Водяные клещи демонстрируют высокую пластичность адаптаций к различным условиям водной среды. Важная роль в реализации жизненной стратегии водяных клещей принадлежит, вероятно, в т.ч. их дермальным железам, морфологическое разнообразие которых, как можно полагать, настолько велико, насколько разнообразны их жизненные задачи. Это эволюционное приобретение, по-видимому, оказалось чрезвычайно удачным и прочно закрепилось в этом филетическом стволе, обеспечивая водяным клещам высокую степень успешности в борьбе за существование в водной среде. Вместе с тем, по одному лишь признаку расположения glandularий на теле, судить о гомологии и эволюции самих желез и водяных клещей в целом нельзя, пока не изучена их тонкая внутренняя морфология у возможно большего числа видов. Важно, что дермальные железы, будучи эктодермальными производными, погружаются в полость тела и становятся органами внутренней морфологии.

По признаку наличия дермальных желез водяные клещи, как уже говорилось выше, отличны от прочих Acariformes, у которых для производства паутины в основном служат видоизмененные слюнные железы (Alberti, Coons, 1999) и сходны с пауками и некоторыми насекомыми, у которых для этих целей используются специализированные абдоминальные либо также дермальные железы (Foelix, 1996; Craig, 2003). Все эти железы возникают в разных группах независимо и часто *de novo*.

Биохимический состав и точное функциональное назначение шелка водяных клещей пока неизвестны. Считается, что первичной функцией шелка была репродук-

тивная (Craig, 2003) и только потом защитная. Можно полагать, что в случае водяных клещей дермальные железы возникли заново как специализированные органы и основная их функция, как и выделяемого ими шелка, как раз защитная, понимаемая в широком смысле. В эту функцию можно включить и поимку жертв для питания, т. е. более эффективный способ добывания пищи для целей выживания. Паразитические личинки водяных клещей, как и всех прочих Parasitengonina, лишены дермальных желез и никаких нитей не выделяют. Анализ возможных функций шелка в природной (водной) среде чрезвычайно затруднителен. Вместе с тем полученные данные показывают, что биологические нанотрубки, возникающие в эволюции независимо, могут использоваться животными в природной среде в различных целях, значение которых еще предстоит выяснить.

В заключение можно отметить, что открытие нового типа шелка артропод, а именно шелка водяных клещей, имеющего достаточно простую организацию, вносит определенные коррективы в представление о спектре морфологии и функций подобных образований у членистоногих и расширяет наши знания о таком важном аспекте их жизнедеятельности. Наличие шелка значительно повышает жизненный потенциал водяных клещей в их конкурентной борьбе за ресурсы. Производящие этот шелк дермальные железы за миллионы лет прошли длительный путь эволюции, трансформировались в крупную органную систему и, возможно, являются полифункциональными образованиями с частными специализациями в разных группах водяных клещей. К сожалению, в связи с недостаточностью данных о строении и разнообразии дермальных желез пока невозможно наметить тенденции в их эволюционной динамике.

В практическом аспекте описанная организация шелковых трубок со взаимным переплетением волокон в своих стенках, еще даже не будучи исследованной и описанной, уже нашла свое применение в изготовлении многих материалов и инструментов, в частности разнообразных водопроводящих шлангов с переплетающимися армирующими волокнами в их стенках. В этом смысле техническая мысль сыграла прогностическую роль и опередила открытие подобной конструкции в природе.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит к.б.н., с.н.с. Е.В. Солдатенко (ЗИН РАН) за важные инициативы в работе с водяными клещами, их сборы и содержание в лаборатории, а также к.б.н., с.н.с. С.В. Шабельникова (ИНЦ РАН) за содействия по протеомному анализу шелка.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работы выполнена по теме Госзадания № 122031100263-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вайнштейн Б.А. 1978. Определитель обитающих в почве клещей. Trombidiformes. М., Наука, 269 с. [Vainshtein B.A. 1878. Opredelitel' obitayushchikh v pochve kleshchei Trombidiformes. Moscow, Nauka, 269 pp. (In Russian)].
- Шатров А.Б. 2000. Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных. Санкт-Петербург, Изд-во СПбГУ, 276 с. [Shatrov A.B. 2000. Krasnotelkovye kleshchi i ikh parasitizm na pozvonochykh zhivotnykh. SPb GU, 276 pp. (in Russian)].
- Шатров А.Б. 2013. Дermalные железы водяных клещей (Acariformes: Parasitengona: Hydrachnidia) и их возможное эколого-физиологическое значение. Паразитология 47 (3): 235–244. [Shatrov A.B. 2013. Dermal glands of aquatic mites (Acariformes: Parasitengona: Hydrachnidia) and their possible ecological and physiological significance. Parazitologiya 47 (3): 235–244. (In Russian)].
- Akai H. 1984. The ultrastructure and functions of the silk gland cells of *Bombyx mori*. In: King R.C., Akai H. (eds). Insect Ultrastructure, v. 2. New-York, London, Plenum Press, 323–364.
- Akai H., Hakim R.S., Kristensen N.P. 2003. Labial glands, silk and saliva. In: Niels P. Kristensen (ed.). Lepidoptera, Moth and Butterflies. Vol. 2: Morphology, Physiology, and Development. Berlin, New York, Walter de Gruyter, 377–388.
- Alberti G., Coons L.B. 1999. Acari: Mites. In: Harrison F.W., Foelix R.F. (eds.). Microscopic Anatomy of Invertebrates, v. 8C. New York, Wiley-Liss, 515–1217.
- Alberti G., Ehrnsberger R. 1977. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen zum spinnvermögen der Bdelliden und Cunaxiden (Acari, Prostigmata). Acarologia 19: 55–61.
- Ashton N.N., Taggart D.S., Stewart R.J. 2011. Silk tape nanostructure and silk gland anatomy of Trichoptera. Biopolymers 97: 432–445. <https://doi.org/10.1002/bip.21720>
- Annamalai M., Jayaprakash K. 2012. Structural studies on silk protein fibre from pseudoscorpion. International Journal of Life Science & Pharma Research 2: 49–54.
- Blackledge T.A. 2013. Spider silk: molecular structure and function in webs. In: Nentwig W. (ed.). Spider Ecophysiology. Berlin, Heidelberg, Springer Verlag, 267–280.
- Blackledge T.A., Scharff N., Coddington J.A., Szűts T., Wenzel J.W., Hayashie C.Y., Agnarsson I. 2009. Reconstructing web evolution and spider diversification in the molecular era. PNAS 106: 5229–5234. https://doi.org/10.1073_pnas.0901377106
- Bakker De D., Beatens K., Van Nimmen E., Gellynck K., Mertens J., Van Langenhove L., Kiekens P. 2006. Description of the structure of different silk threads produced by the water spider *Argyroneta aquatica* (Clerck, 1757) (Araneae: Cybaeidae). Belgian Journal of Zoology, 136: 137–143.
- Bolland H.R. 1983. A description of *Neophyllobius aesculi* n. sp. and its developmental stages (Acari: Camerobiidae). Entomologische Berichten 43: 42–47.
- Böttger K. 1962. Zur Biologie und Ethologie der einheimischen Wassermilben *Arrenurus (megaluracarus) globator* (Müll.), 1776, *Piona nodata nodata* (Müll.), 1776, und *Eylais infundibulifera meridionalis* (Thon), 1899 (Hydrachnellae, Acari). Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 89: 501–584.
- Büsse S., Hörnschemeye T., Hohu K., McMillan D., Edgerly J.S. 2015. The spinning apparatus of webspinners – functional-morphology, morphometrics and spinning behavior. Scientific Report 5: 9986. <https://doi.org/10.1038/srep09986>

- Clotuche G., Mailleux A.-C., Astudillo F.A., Deneubourg J.-L., Detrain C., et al. 2011. The formation of collective silk balls in the spider mite *Tetranychus urticae* Koch. PLoS ONE 6: e18854. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018854>
- Craig C.L. 1997. Evolution of arthropod silks. Annual Review of Entomology 42: 231–267.
- Craig C.L. 2003. Spiderwebs and silk: Tracing evolution from molecules to genes to phenotypes. Oxford, Oxford University Press Inc. 256 pp.
- Craig C.L., Riekel C., Herberstein M.E., Weber R.S., Kaplan D., Pierce N.E. 2000. Evidence for diet effects on the composition of silk proteins produced by spiders. Molecular Biology and Evolution 17: 1904–1913. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026292>
- Dabert M., Proctor H., Dabert J. 2016. Higher-level molecular phylogeny of the water mites (Acariformes: Prostigmata: Parasitengonina: Hydrachnidia). Molecular Phylogenetics and Evolution 101: 75–90. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.05.004>
- Edwards D.D., Vidrine M. F. 2006. Host specificity among *Unionicola* spp. (Acari: Unionicolidae) parasitizing freshwater mussels. Journal of Parasitology, 92 (5): 977–983.
- Engster M.S. 1976. Studies on silk secretion in the Trichoptera (F. Limnephilidae). I. Histology, histochemistry, and ultrastructure of the silk glands. Journal of Morphology 150: 183–212.
- Foelix R.F. 1996. Biology of Spiders. Oxford, Oxford University Press Inc. 326 pp.
- Fernandez A.A., Hance T., Clotuche G., Mailleux A.-C., Deneubourg J.L. 2012. Testing for collective choices in the two-spotted spider mite. Experimental and Applied Acarology 58: 11–22. <https://doi.org/10.1007/s10493-012-9558-5>
- Gerson U. 1985. Webbing. In: Helle W., Sabelis M.W. (eds.) Spider mites. Their biology, natural enemies and control, v. 1A. Amsterdam, Elsevier, 223–232.
- Hatano T., Nagashima T. 2015. The secretion process of liquid silk with nanopillar structures from *Stenopsyche marmorata* (Trichoptera: Stenopsychidae). Scientific Reports 5: 9237. <https://doi.org/10.1038/srep09237>
- Hunt S. 1970. Amino acid composition of silk from the pseudoscorpion *Neobisium maritimum* (Leach): a possible link between the silk fibroins and the keratins. Comparative Biochemistry and Physiology 34: 773–776.
- Johnson M.-L., Merritt D.J., Cribb B.W., Trent C., Zalucki M.P. 2006. Hidden trails: visualizing arthropod silk. Entomologia Experimentalis et Applicata 121: 271–274. <https://doi.org/10.1111/j.1570-8703.2006.00447.x>
- Kakui K., Hiruta C. 2014. Diverse pereopodal secretory systems implicated in thread production in an apseudomorph tanaidacean crustacean. Journal of Morphology 275: 1041–1052. <https://doi.org/10.1002/jmor.20281>
- Kanazawa M., Sahara K., Saito Y. 2011. Silk threads function as an 'adhesive cleaner' for nest space in a social spider mite. Proceedings of the Royal Society – biological sciences 278: 1653–1660. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1761>
- Kerfoot W.C. 1982. A question of taste: crypsis and warning coloration in freshwater zooplankton communities. Ecology 63 (2): 538–554.
- Kerkam K., Viney C., Kaplan D., Lombardi S. 1991. Liquid crystallinity of natural silk secretion. Nature 349: 596–598.
- Kirstein K.-G., Martin P. 2009. Die glandularen der Wassermilben (Hydrachnidia, Acari) – ihre Funktion als Wehrdrüsen. Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL), Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 2008 (Konstanz), Hardeggen, 2009: 571–575.

- Kirstein K-G., Martin P. 2010. Die glandularien der Wassermilben (Hydrachnidia, Acari) – Die Wehrdrüsensekrete im Vergleich. Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL), Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 2009 (Oldenburg), Hardegsen, 2010: 433–437.
- Knight D.P., Vollrath F. 2002. Spinning an elastic ribbon of spider silk. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, 357: 219–227. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.1026>
- Kovoor J. 1987. Comparative structure and histochemistry of silk-producing organs in Arachnids. In: Nentwig W. (ed.). *Ecophysiology of Spiders*. Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, 160–186.
- Kovoor J., Zylberberg L. 1980. Fine structural aspects of silk secretion in a spider (*Araneus diadematus*). I. Elaboration in the pyriform glands. *Tissue and Cell* 12: 547–556.
- Kovoor J., Zylberberg L. 1982. Fine structural aspects of silk secretion in a spider. II. Conduction in the pyriform glands. *Tissue and Cell* 14: 519–530.
- Kronenberger K., Moore P.G., Halcrow K., Vollrath F. 2012. Spinning a marine silk for the purpose of tube-building. *Journal of Crustacean Biology* 32: 191–202. <https://doi.org/10.1163/193724011X615532>
- Le Goff G.J., Hance T., Detrain C., Deneubourg J.-L., Clotuche G., Mailleux A.-C. 2011. Impact of starvation on the silk attractiveness in a weaving mite, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Journal of Ethology* 30: 125–132. <https://doi.org/10.1007/s10164-011-0305-x>
- Manson D.C.M., Gerson U. 1996. Web spinning, wax secretion and liquid secretion by eriophyoid mites. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W., Bruin J. (eds) *Eriophyoid mites – their biology, natural enemies and control*. BV, Elsevier, 251–258.
- Osborn Popp T.M., Addison J.B., Jordan J.S., Damle V.G., Rykaczewski K., Chang S.L.Y., Stokes G.Y., Edgerly J.S., Yarger J.L. 2016. Surface and wetting properties of embiopteran (webspinner) nanofiber silk. *Langmuir*. 32: 4681–4687. <https://doi.org/10.1021/acs.langmuir.6b00762>
- Proctor H.C. 1991. Courtship in the water mite *Neumania papillator*: males capitalize on female adaptations for predation. *Animal Behavior* 42: 589–598.
- Proctor H.C. 1992. Mating and spermatophore morphology of water mites (Acari: Parasitengona). *Zoological Journal of Linnean Society* 106: 341–384.
- Proctor H., Garga N. 2004. Red, distasteful water mites: did fish make them that way? *Experimental and Applied Acarology* 34: 127–147.
- Rudall K.M., Kenchington W. 1971. Arthropod silks: the problem of fibrous proteins in animal tissues. *Annual Review of Entomology* 16: 73–96.
- Schaller F. 1971. Indirect sperm transfer by soil arthropods. *Annual Review of Entomology* 16: 407–446.
- Sehnal F., Akai H. 1990. Insect silk glands: their type, development and function, and effects of environmental factors and morphogenetic hormones on them. *Internal Journal of Insect Morphology and Embryology* 19: 79–132.
- Shatrov A.B. 2008. Organization of unusual idiosomal glands in a water mite, *Teutonia cometes* (Teutoniidae). *Experimental and Applied Acarology* 44 (5): 249–263.
- Shatrov A.B. 2013. Anatomy and ultrastructure of dermal glands in an adult water mite, *Teutonia cometes* (Koch, 1837) (Acariformes: Hydrachnidia: Teutoniidae). *Arthropod Structure and Development* 42: 115–125. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2012.10.006>
- Shatrov A.B., Soldatenko E.V. 2016. Dermal glands in freshwater mites *Limnesia undulata* (O.F. Müller, 1776) and *L. fulgida* (C.L. Koch, 1836) (Acariformes, Limnesiidae). *Arthropod Structure and Development* 45: 341–355. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2016.05.003>

- Shatrov A.B., Soldatenko E.V. 2022. Organization of dermal glands and characteristic of secretion in the freshwater mite, *Limnesia maculata* (O.F. Muller, 1776) (Acariformes, Limnesiidae). Journal of Morphology 283: 346–362. <http://doi.org/10.1002/jmor.21447>
- Shatrov A.B., Soldatenko E.V., Gavrilova O.V. 2014. Observation on silk production and morphology of silk in water mites (Acariformes: Hydrachnidia). Acarina 22: 133–148.
- Shatrov A.B., Soldatenko E.V., Gavrilova O.V. 2016. Morphology of tube-like threads related to *Limnochares aquatica* (L., 1758) (Acariformes: Hydrachnidia: Limnocharidae) in the laboratory. Journal of Natural History 50: 2199–2214. <https://doi.org/10.1080/00222933.2016.1193643>
- Shatrov A.B., Soldatenko E.V., Stolbov V.A., Smirnov P.A., Petukhova O.A. 2019. Ultrastructure and functional morphology of dermal glands in the freshwater mite *Limnochares aquatica* (L., 1758) (Acariformes, Limnocharidae). Arthropod Structure and Development 49: 85–102. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2018.11.010>
- Smith B.P., Hagman J. 2002. Experimental evidence for a female sex pheromone in *Arrenurus manubriator* (Acari: Hydrachnida: Arrenuridae). Experimental and Applied Acarology 27: 257–263. <https://doi.org/10.1023/a:1023328428716>
- Sponner A., Vater W., [...], Weisshart K. 2007. Composition and hierarchical organisation of a spider silk. PLoS ONE 2: e998. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000998>
- Stubbs D.G., Tillinghast E.K., Townley M.A. 1992. Fibrous composite structure in a spider silk. Naturwissenschaften 79: 231–234.
- Sutherland T.D., Young J.H., Weisman S., Hayashi C.Y., Merritt D.J. 2010. Insect silk: one name, many materials. Annual Review of Entomology 55: 171–188. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085401>
- Vollrath F. 2000. Strength and structure of spiders' silks. Biotechnology and Molecular Biology Reviews 74: 67–83. [https://doi.org/10.1016/s1389-0352\(00\)00006-4](https://doi.org/10.1016/s1389-0352(00)00006-4)
- Vollrath F., Knight D.P. 2001. Liquid crystalline spinning of spider silk. Nature 410: 541–548. <https://doi.org/10.1038/35069000>
- Vollrath F., Holtet T., Thøgersen H.C., Frische S. 1996. Structural organization of spider silk. Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences 263: 147–151.
- Wallace M.M.H., Mahon J.A. 1972. The taxonomy and biology of Australian Bdellidae (Acari). I. Subfamilies Bdellinae, Spinibdellinae and Cytinae. Acarologia 14: 544–580.
- Wiles P.R. 1997. The homology of glands and glandularia in the water mites (Acari: Hydrachnidia). Journal of Natural History 31: 1237–1251.
- Witte H. 1991. Indirect sperm transfer in prostigmatic mites from a phylogenetic viewpoint. In: Schuster R., Murphy P.W. (eds). The Acari: Reproduction, Development and life history strategies. London, Chapman & Hall, 173–178.
- Witte H., Döring D. 1999. Canalized pathways of change and constraints in the evolution of reproductive modes of microarthropods. Experimental and Applied Acarology 23: 181–216.
- Yano S. 2012. Cooperative web sharing against predators promotes group living in spider mites. Behavioral Ecology and Sociobiology. Available from: <http://hdl.handle.net/2433/153051>
- Yonemura N., Sehna F., Mita K., Tamura T. 2006. Protein composition of silk filaments spun under water by caddisfly larvae. Biomacromolecules 7: 3370–3378. <https://doi.org/10.1021/bm060663u>
- Young J.H., Merritt D.J. 2003. The ultrastructure and function of the silk-producing basitarsus in the Hilarini (Diptera: Empididae). Arthropod Structure and Development 32: 157–165. [https://doi.org/10.1016/S1467-8039\(03\)00006-9](https://doi.org/10.1016/S1467-8039(03)00006-9)

SECRETION OF DERMAL GLANDS IN FRESHWATER MITES
(ACARIFORMES, PARASITENGONINA, HYDRACHNIDIA)
AND ITS STRUCTURAL CHARACTERISTICS

A. B. Shatrov

Keywords: water mites, dermal glands, silk, morphology, Hydrachnidia

SUMMARY

Freshwater mites, single possessors of dermal glands in Parasitengonina, demonstrate production of special filamentous substance, which may be characterized as silk. The silk secretion and silk stricture in water mites are described and analyzed in comparison with other arthropods. A single silk thread has the simplest organization among that of other arthropods – it is an infinitely long unbranched uniform hollow tube, the walls of which are composed of fine fibrils crossing at different angles to each other. Although silk in water mites does not form a structural organized web as in spiders, it is highly likely that in mass production it serves for capturing prey – small water arthropods. This kind of silk – is a new discovered type of arthropod silk, and the ability of silk production has elaborated in water mites after their ancestors have invaded and mastered the aquatic environment. This property greatly expands the possibilities in the competition for resources.

УДК 576.895.133:595.133

**НЕПОЛНАЯ ФРАГМЕНТАЦИЯ
ГИГАНТСКИХ ЯДЕР ТЕГУМЕНТА У АКАНТЕЛЛ СКРЕБНЯ
ACANTHOCEPHALUS TENUIROSTRIS
(PALAEACANTHOCEPHALA, ECHINORHYNCHIDA)**

© 2023 г. Т. В. Давыденко^{а,*}, В. П. Никишин^а

^а Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
ул. Портовая, 18, Магадан, 685000 Россия

*e-mail: seshal7@mail.ru

Поступила в редакцию 27.06.2023 г.

После доработки 13.07.2023 г.

Принята к публикации 17.07.2023 г.

Гигантские ядра тегумента скребня *Acanthocephalus tenuirostris* на стадии поздней акантеллы подвергаются неполной фрагментации. Этому процессу предшествует трансформация ядер и приобретение ими формы дерева. Между фрагментами ядер тегумента как у цистакантов, так и у взрослых скребней сохраняются тонкие связи. Предполагается, что такая организация ядерного аппарата обеспечивает жизнедеятельность тегумента, объем которого многократно увеличивается в период последующего роста скребня.

Ключевые слова: скребни, фрагментация ядер, тегумент, акантелла, цистакант, *Acanthocephalus tenuirostris*

DOI: 10.31857/S003118472304004X, **EDN:** KIAQYZ

Многочисленные ядра тегумента взрослых скребней некоторых семейств из класса Palaeacanthocephala, по распространенному мнению, являются ядерными фрагментами, производными предшествующих гигантских ядер (Петроченко, 1956; Хохлова, 1986; Van Cleave, 1928; Miller, Dunagan, 1985; и др.). По данным разных авторов, фрагментация гигантских ядер тегумента происходит на стадиях средней и/или поздней акантеллы. Например, Nicholas (1967) указывает, что на стадии поздней акантеллы (виды не указаны) кортекс трансформируется в тегумент, сходный с тегументом взрослой особи. Van Cleave (1928) отмечает, что у представителей классов Palaeacanthocephala

и Archiacantosephala на этой же стадии кортикальные ядра увеличиваются в размере и числе, а также становятся древовидными или делятся амитозом. Schmidt (1985), суммируя известные к тому времени данные и не уточняя таксономического положения скребней, заключает, что на стадии акантеллы ядра приобретают форму амёбы с длинными отростками, которые распадаются на фрагменты. Эти фрагменты затем перемещаются в свои надлежащие места. У *Echinorhynchus lageniformis* ядра становятся дендритными к 22-му дню развития в промежуточном хозяине, но распадаются к 25-му дню, в то время как полностью сформированный цистакант наблюдается к 30-му дню (Olson, Pratt, 1971). К сходному выводу пришла Butterworth (1969) при изучении *Polymorphus minutus* с более протяженным жизненным циклом: на стадии средней акантеллы (84–100 дней развития) у гигантских кортикальных ядер появляются древовидные отростки, а на стадии поздней акантеллы (100–150 дней развития) ядра фрагментируются и их отростки образуют множество мелких ядер. При этом автор отмечает, что между ядрами сохраняются тонкие связи, т.е. фрагментация не является полной. При изучении *Acantoccephalus parksidei* из изопод, инвазированных естественным образом, Amin (1982) пришел к выводу, что фрагментация ядер может начаться еще до дифференцировки хоботкового аппарата и репродуктивной системы.

Таким образом, сведения об одном из значительных преобразований, маркирующих процесс органогенеза скребней, о фрагментации гигантских ядер тегумента неоднозначны. Неясен и характер тонких связей, сохраняющихся между фрагментами ядер. Для подтверждения имеющихся данных о характере и полноте фрагментации гигантских ядер тегумента мы проследили этот процесс в условиях эксперимента на завершающих этапах развития скребня *Acanthocephalus tenuirostris* в промежуточном хозяине.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований являлись акантеллы и цистаканты *Acanthocephalus tenuirostris*, полученные экспериментальным путем, а также взрослые скребни этого вида. Взрослые скребни для исследования были извлечены из хариусов *Thymallus arcticus pallasii*, пойманных в р. Эльген (правый приток р. Буюнда, бассейн р. Колыма). Для экспериментов использовались водяные ослики *Asellus hilgendorphi*, отловленные в р. Амутты (приток р. Эльген, бассейн р. Буюнда) в качестве промежуточного хозяина, и зрелые яйца самки скребня, извлеченной из ленка *Brachymystax lenok*, пойманного в р. Буюнда.

Эксперимент проводился при температуре 14–15°C. Водяных осликов содержали в контейнерах с водопроводной водой с добавлением мха рода *Calliergon* и кормили сухими листьями листопадных деревьев. Исследуемые акантеллы были получены через 30 дней (средние акантеллы) и 39 дней (поздние акантеллы) со дня начала эксперимента, а цистаканты – через 60 и 65 дней.

Скробней фиксировали в 2% глутаровом альдегиде на фосфатном буфере (pH 7.4). После альдегидной фиксации образцы постфиксировали в 1% тетраоксиде осмия на таком же буфере, обезвоживали и заключали в смесь эпон и аралдита. В процессе обезвоживания образцы проводили через 1% раствор уранилацетата на 70% спирте в течение ночи. Полутонкие срезы окрашивали смесью 1% метиленового синего и 1% кристаллического фиолетового в разных соотношениях и исследовали с помощью светового микроскопа Olympus CX41 с использованием фотокамеры Olympus E-420. Ультратонкие срезы дополнительно контрастировали 1% раствором уранилацетата на 70% спирте в течение двух часов. Исследования проводили с помощью трансмиссионного электронного микроскопа JEM1400PLUS с использованием фотокамеры SIS Veleta. Полученные фотографии обрабатывали с помощью комплекта программ CorelDRAW 20.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На основании классификации Butterworth (1969) мы дифференцировали исследуемых акантелл на средних (без дополнительного разделения) и поздних.

На поверхности средних акантелл располагается рыхлый слой мелкогранулярного и аморфного материала, толщиной 0.6 мкм, представляющий собой формирующуюся цисту. Тегумент средних акантелл (или кортекс по терминологии Nicholas, 1967) представляет собой пласт цитоплазмы толщиной от 7 до 30 мкм на разных стадиях развития. Этот пласт не дифференцирован на слои, характерные для взрослых скробней (поперечно-полосатый, войлочно-волокнистый, радиально-волокнистый и трубчатый). Ярко выражен только везикулярный слой, образованный расширенными в форме ампул инвагинатами наружной плазматической мембраны (криптами по терминологии Miller, Dunagan, 1985). В этих расширениях заметны скопления рыхлого материала, впоследствии выделяющегося на поверхность тегумента и входящего в состав цисты. Похожий материал обнаруживается в электронно-светлых включениях, которые в большом количестве находятся в цитоплазме под везикулярным слоем.

Гигантские ядра (по разным терминологиям кортикальные, подкожные, гиподермальные) располагаются в толще тегумента. В тегументе средних акантелл были отмечены преимущественно гигантские ядра вытянутой формы, размерами до 35 мкм по большей оси (рис. 1а). Ядрышек в гигантских ядрах не обнаружено, кариоплазма гомогенная. Помимо этого, были найдены ядра, которые отличались от вышеописанных неправильной формой и имели многочисленные лопастные отростки. Наличие таких ядер, по нашему мнению, свидетельствует о начавшемся процессе фрагментации (рис. 1б, 1в).

В тегументе поздних акантелл угадываются формирующиеся слои тегумента будущего цистаканта, при этом войлочно-волокнистый слой окрашивается интенсивнее радиально-волокнистого. На рис. 1г видны отдельные фрагменты ядер, которые уже отделились от вытянутого «родительского» древовидного ядра и имеют длину до 60 мкм.

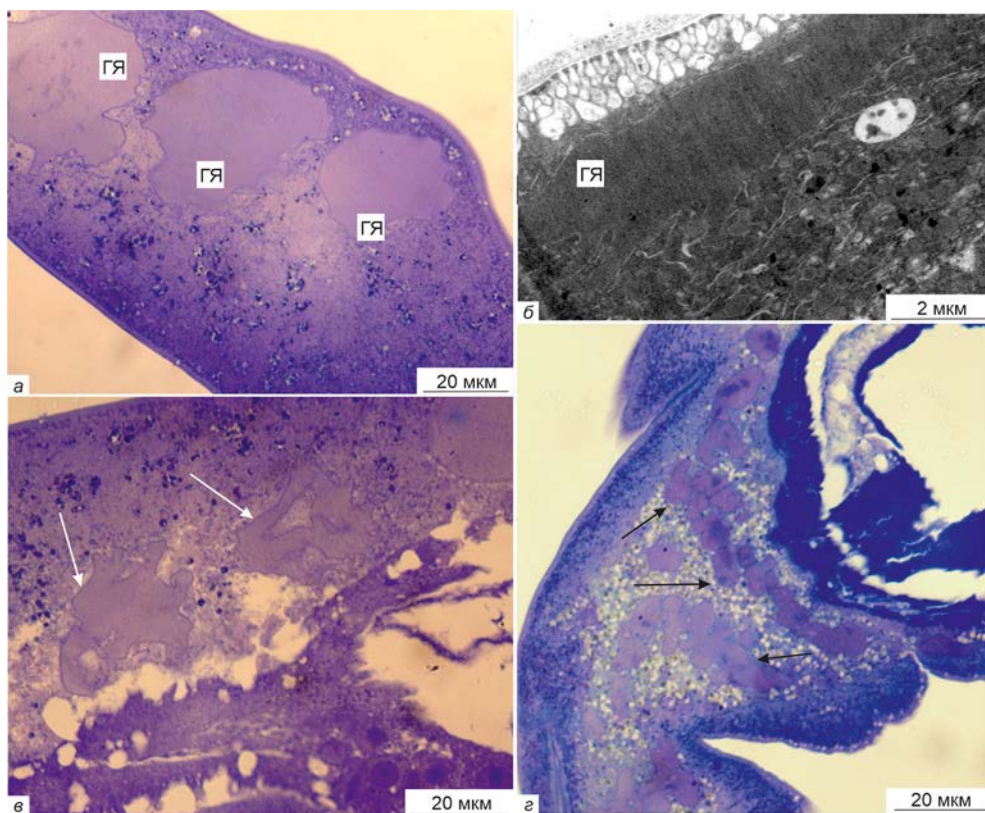


Рисунок 1. Ядра тегумента акантеллы *Acanthocephalus tenuirostris* на разных этапах фрагментации: а–в – средняя акантелла, г – поздняя акантелла. ГЯ – гигантские ядра тегумента. Белыми стрелками показаны древовидные ядра тегумента, черными – фрагментирующиеся. а, в, г – световая микроскопия, б – электронная микроскопия.

Figure 1. Nuclei of the tegument of the acanthella *Acanthocephalus tenuirostris* at different stages of fragmentation.

Тегумент цистаканта практически не отличается от такового взрослого скребня за исключением наличия везикулярного слоя (у взрослых скребней образующие его элементы не расширены) и размерных характеристик (Давыденко, Никишин, 2023). Волокна войлочно-волокнуистого слоя, а также лакуны и множество липидных капель в радиально-волокнуистом слое хорошо просматриваются даже в световой микроскоп. Ядерные фрагменты различной формы обычно находятся друг от друга на некотором расстоянии, но встречаются и близко расположенные. В некоторых из них обнаруживаются от 1 до 4 ядрышек (рис. 2а, 2б). В ряде случаев во фрагментах ядер наблюдаются удлинение ядрышек и образование своеобразной центральной «перетяжки» между двумя их частями (рис. 2а), что может свидетельствовать о начинающемся процессе деления или фрагментации ядрышек.

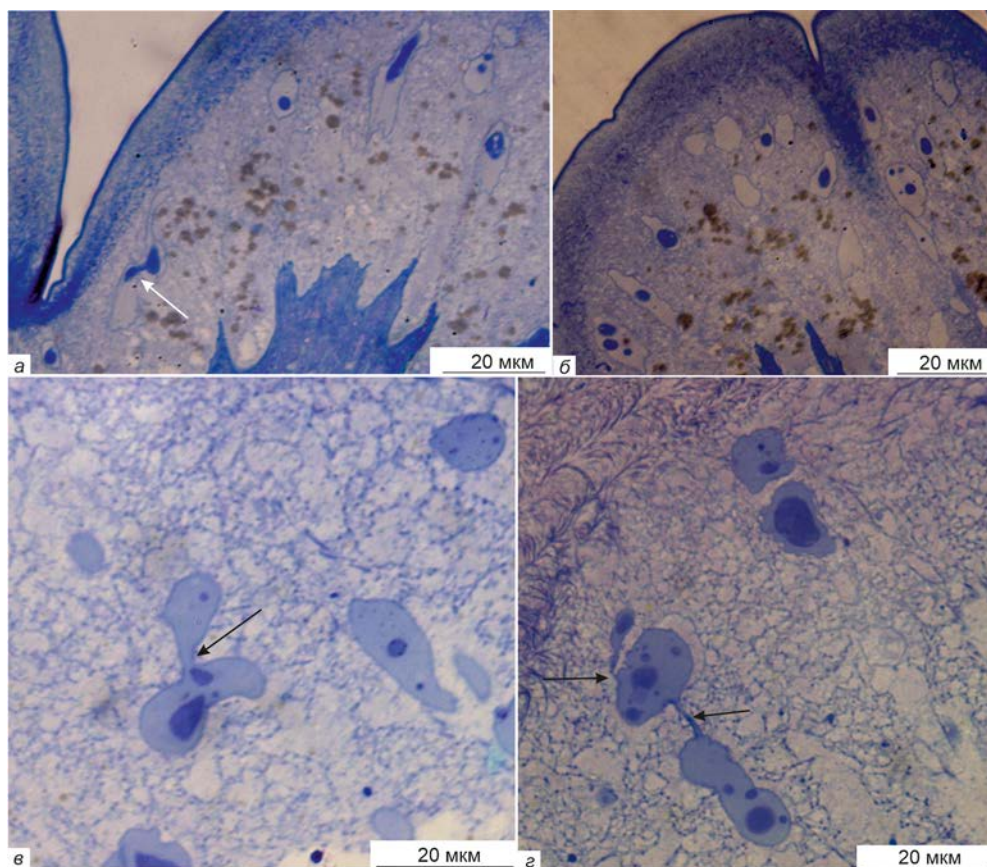


Рисунок 2. Фрагментированные ядра тегумента скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (световая микроскопия): а, б – цистакант; в, з – взрослый скребень. Белой стрелкой показано ядрышко, располагающееся в двух ядерных фрагментах. Черными стрелками показаны связи между фрагментами ядер тегумента.

Figure 2. Fragmented tegument nuclei of the *Acanthocephalus tenuirostris* (light microscopy).

Тегумент взрослых скребней по сравнению с таковым цистакантов претерпевает некоторые преобразования: увеличивается его толщина, элементы везикулярного слоя сужаются и приобретают вид, обычный для инвагинатов наружной цитоплазматической мембраны тегумента, уменьшается количество липидных капель, волокна и лакуны становятся более выраженными. Фрагменты ядер тегумента по своей морфологии и размерам не отличаются от таковых тегумента цистаканта, и многие из них связаны друг с другом тонкими отростками.

Таким образом, фрагментация ядер у исследованных скребней начинается с процесса приобретения ими формы дерева на стадии средней акантеллы, продолжается в виде собственно фрагментации на стадиях средней и поздней акантеллы и завер-

шается на стадии цистаканта. При этом фрагменты ядер, по крайней мере, некоторые из них, остаются связанными друг с другом тонкими отростками.

Полученные результаты в совокупности с данными литературы ставят под сомнение правомерность использования по отношению к ядрам тегумента скребней термина «фрагментация», поскольку, как минимум, между некоторыми из них сохраняются связи. По этой же причине невозможно рассматривать процесс увеличения количества ядерных элементов как форму амитоза. Тем не менее, учитывая отсутствие данных о точном распределении генетического материала между дочерними фрагментами ядер, а также однозначных доказательств наличия амитоза, и принимая во внимание наличие связей, по крайней мере, между некоторыми ядерными фрагментами, мы полагаем возможным сохранение термина «фрагментация» с дополнением «неполная».

Как уже отмечалось выше, тонкие связи между ядерными фрагментами ранее наблюдались у поздних акантелл *Polymorphus minutus* (Butterworth, 1969). Нашими недавними исследованиями показано, что многие фрагменты ядер у взрослых *Macracanthorhynchus catulinus* (Archiacanthocephala) и ювенильных *Corynosoma strumosum* (Palaeacanthocephala) также остаются связанными между собой тонкими отростками (Никишин, Пономарев, 2023). Было сделано предположение, что посредством этих связей фрагменты ядер объединяются в своеобразные сети, количество которых соответствует количеству изначальных гигантских ядер (Никишин, Пономарев, 2023). Такая организация ядерного аппарата, вероятно, позволяет обеспечивать жизнедеятельность тегумента, объем которого многократно увеличивается в период роста скребня в организме окончательного хозяина. Полученные здесь результаты не противоречат этому предположению. Анализ имеющихся данных позволяет заключить, что сохранение связей между ядерными фрагментами в тегументе скребней не зависит от размера паразитов. Возможно, эта особенность характерна для тегумента многих, если не всех, представителей класса Palaeacanthocephala, а также некоторых Archiacanthocephala.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме: «Гельминты в биоценозах северо-восточной Азии: биоразнообразие, морфология и молекулярная филогенетика» (№ регистрации: 1021060307693-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Давыденко Т.В., Никишин В.П. 2023. Особенности организации тегумента у цистаканта и взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Биология внутренних вод (2): 164–172. DOI 10.31857/S0320965223020043. [Davydenko T.V., Nikishin V.P. 2023. Features of the organization of the tegument in cystacanth and adult acanthocephalan *Acanthocephalus tenuirostris* (Achmerov et Dombrowskaja – Achmerova, 1941). Inland Water Biology 16 (2) 185–192. DOI 10.1134/S1005082923020049].

- Никишин В.П., Пономарев Д.В. 2023. Об организации ядер в тегументе некоторых скребней классов Palaeacanthocephala и Archiacanthocephala. Паразитология 57 (1): 3–9. [Nikishin V.P., Ponomarev D.V. 2023. Ob organizatsii yader v tegumente nekotoryh skrebney klassov Palaeacanthocephala i Archiacanthocephala. Parazitologiya 57 (1): 3–9. (In Russian)].
- Петроченко В.И. 1956. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. I. М., Изд-во АН СССР, 435 с. [Petrochenko V.I. 1956. V. I. Acanthocephala of Domestic and Wild Animals. Moscow, Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, 435 pp. (In Russian)].
- Хохлова И.Г. 1986. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. М., Наука, 278 с. [Khokhlova I.G. 1986. Acanthocephalans of Terrestrial Vertebrates of the USSR Fauna. Moscow, Nauka, 278 pp. (In Russian)].
- Amin O.M. 1982. Description of larval *Acanthocephalus parksidei* Amin, 1975 (Acanthocephala: Echinorhynchidae) from its isopod intermediate host. Proceedings of the Helminthological Society of Washington 49 (2): 235–245.
- Butterworth P. 1969. The development of the body wall of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala) in its intermediate host *Gammarus pulex*. Parasitology 59 (2): 373–388.
- Miller D.M., Dunagan T.T. 1985. Functional morphology. In: Crompton D.W.T., Nickol B.B. (eds). Biology of the Acanthocephala. Cambridge, Cambridge University Press, P. 73–124.
- Nicholas W.L. 1967. The biology of the Acanthocephala. Advances in Parasitology 5: 205–246.
- Olson R.E., Pratt I. 1971. The life cycle and larval development of *Echinorhynchus lageniformis* Ekbaum, 1938 (Acanthocephala: Echinorhynchidae). Journal of Parasitology 57 (1): 143–149.
- Schmidt G.D. 1985. Development and life cycles. In: Crompton D.W.T., Nickol B.B. (eds). Biology of the Acanthocephala. Cambridge, Cambridge University Press, P. 237–286.
- Van Cleave H.J. 1928. Nuclei of the subcuticula in the Acanthocephala. Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie 7 (1): 109–113.

INCOMPLETE FRAGMENTATION OF GIANT TEGUMENT NUCLEI IN *ACANTHOCEPHALUS TENUIROSTRIS* (PALAEACANTHOCEPHALA, ECHINORHYNCHIDA)

T. V. Davydenko, V. P. Nikishin

Keywords: acanthocephalans, tegument, fragmentation of nuclei, acanthella, cystacanth, *Acanthocephalus tenuirostris*

SUMMARY

The giant nuclei of the *Acanthocephalus tenuirostris* tegument at the late acanthella stage show incomplete fragmentation. This process is preceded by the transformation of the nuclei, and their acquisition of a tree-like shape. Thin connections between the nuclear fragments of the tegument is retained both at the stage of cystacanth and in the adult acanthocephalans. It is assumed that such an organization of the nuclear structure ensures the vital activity of the tegument, the volume of which increases repeatedly during the subsequent growth of the acanthocephalan.

УДК 591.69-932

**О РАСШИРЕНИИ ГРАНИЦЫ АРЕАЛА
POLYPLAX HANNSWRANGELI EICHLER, 1952 (ANOPLURA)
В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

**© 2023 г. В. П. Стариков^{а,*}, В. Н. Кравченко^а,
Е. А. Вершинин^б, О. Ю. Володина^а**

^а Сургутский государственный университет,
пр. Ленина, 1, Сургут, 628412 Россия

^б Иркутский научно-исследовательский противочумный институт
Сибири и Дальнего Востока,
ул. Трилисера, 78, Иркутск, 664047 Россия
*e-mail: vp_starikov@mail.ru

Поступила в редакцию 21.03.2023 г.

После доработки 29.07.2023 г.

Принята к публикации 30.07.2023 г.

В Южном Зауралье в 2022 г. учтено 2106 насекомоядных и грызунов 18 видов, с которых снято 3633 особи вшей 9 видов. Впервые для этой территории на тёмной (пашенной) полёвке *Agricola agrestis* Linnaeus, 1761 установлено паразитирование *Polyplax hannswrangeli*. Всего учтено 64 экземпляра этого вида вши (имаго и личинки). Вошь *P. hannswrangeli* встречалась на полёвках в двух биотопах (из 22 обследованных биотопов) – на вырубке сосново-берёзовой шиповниково-разнотравной и в посадках сосновых мертвопокровных. Дальнейшие исследования не исключают находки вида и в других зонах (подзонах) Западной Сибири.

Ключевые слова: *Polyplax hannswrangeli*, тёмная (пашенная) полёвка, Южное Зауралье

DOI: 10.31857/S0031184723040051, **EDN:** KICBQX

В Европе это редкий вид, известны его находки в Польше, Франции, Чехословакии, Австрии и Белоруссии (Černý, 1959; Wegner, 1966; Beaucournu, Arzamasov, 1967; Mahnert, 1971; Haitlinger, 1976). В Российской Федерации *P. hannswrangeli* отмечали в Читинской (Никулина, 1978) и Амурской областях, Хабаровском крае (Волков и др., 1978), на правом берегу р. Лена (Плеснивецкая, 1983). На Западно-Сибирской

равнине вид известен в Ямало-Ненецком автономном округе (Ельшин, 1983), Ханты-Мансийском автономном округе-Югре (Стариков и др., 2019, 2022), а также Южном Зауралье.

Исследования эктопаразитов мелких млекопитающих в Южном Зауралье (юго-запад Западно-Сибирской равнины) имеют давнюю историю (Кочетков, 1935; Гибет, Никифоров, 1959; Логиновский, 1965; Стариков, Сапегина, 1986; Кравченко и др., 2022 и др.). Вши мелких млекопитающих в Западной Сибири, в т.ч. в Южном Зауралье, одна из наименее изученных групп паразитических членистоногих. Первые сведения по вшам в Южном Зауралье получены в конце 1980-х годов, приводятся данные по пяти видам (Стариков и др., 1988). В эти же 1980-е годы впервые *P. hannswrangeli* в Западной Сибири указан для лесотундры (Ельшин, 1983) – самая северная граница распространения. Нами этот вид также был зарегистрирован в северной и средней тайге Западной Сибири (Стариков и др., 2019, 2022). В течение последних трёх лет с апреля по август целенаправленные исследования сообществ мелких млекопитающих и их эктопаразитов мы проводили в Южном Зауралье (Курганская область). Территория Южного Зауралья расположена на границе леса и степи. В соответствии со схемой ботанико-географического районирования Западно-Сибирской равнины здесь выделяют две зоны. Лесная зона на севере Курганской области представлена подтаёжной подзоной. Степная зона включает подзоны: лесостепь и разнотравно-дерновинно-злаковая степь (Ильина и др., 1976, 1985; Науменко, 2008). В 2020 г. учёты мелких млекопитающих и их эктопаразитов проведены в лесостепи, в 2021 г. – в подтайге и в 2022 г. – в разнотравно-дерновинно-злаковой степи (на границе с Республикой Казахстан).

В 2022 г. *P. hannswrangeli* был зарегистрирован в подзоне разнотравно-дерновинно-злаковой степи (Курганская область, Звериноголовский район, окрестности села Озёрное, 54°24' с.ш., 64°38' в.д.). Всего на этой территории учтено 2106 насекомоядных и грызунов, с которых собрано 3633 особи вшей 9 видов.

Согласно последнему сборнику фауны вшей (Durden, Musser, 1994) род *Polyplax* насчитывает 78 видов вшей, все, кроме одного *P. reclinata* (основные хозяева представители семейства Землеройковые), паразитируют на грызунах. На территории Курганской области за период исследований апрель–август 2020–2022 гг. отмечалось паразитирование четырех видов вшей рода *Polyplax*: *Polyplax serrata* (Burmeister, 1839); *P. ellobii* (Socnina, 1955); *Polyplax spinulosa* Burmeister, 1839 и *P. hannswrangeli* Eichler, 1952.

Отличительными особенностями рода *Polyplax* от представителей других родов, выявленных в Южном Зауралье, являются: пятичленные усики с половым диморфиз-

мом, третий у самца имеет выступающий отросток. Стерральная пластинка грудинной клетки без заднего отростка. Плейральные пластинки всегда развиты на II–VIII сегментах, пластинка II сегмента продольно разделена. По заднему краю тергальных и стеральных пластинок расположены ряды щетинок (Beaucornu, 1968).

P. serrata – паразит семейства Мышиные. Особенности строения: плейральные пластинки III, V, VI с двумя короткими щетинками (намного короче пластинки), дорсальная часть несколько короче вентральной. Пластинка IV: длинная дорсальная и короткая вентральная щетинки; длина тела самца 0.6–0.8 мм, самки 1.1–1.3 мм (Beaucornu, 1968).

P. ellobii – паразит рода *Ellobius*. Стерральная пластинка груди представляет собой шестиугольник с округленными углами, из которых передний вытянут в виде рукоятки, а задний притуплен. Плейральные пластинки имеют следующую форму: пластинка II нечетливо разделена на две лопасти, каждая (II и III–VI) пластинка имеет две щетинки: вентральную – длина которой примерно равна длине пластинки, дорсальную – примерно вдвое длиннее вентральной; длина тела самца 1.0–1.4 мм, самки 1.4–1.8 мм.

P. spinulosa – паразит рода *Rattus*. Особенности строения: плейральные пластинки III–VI короче, чем щетинки, в дистальной части пластин IV–VI дорсальный угол всегда хорошо обозначен, вентральный угол закруглен с дорсальным зубцом; длина тела самца 0.8–1.1 мм, самки 1.2–1.5 мм (Beaucornu, 1968).

P. hannswrangeli – малоспецифичный паразит, по литературным данным встречается на широком спектре хозяев: красная, темная, водяная, восточноевропейская полевки, полёвка-экономка и др. (Beaucornu, 1968; Стариков и др., 2022). Основной отличительной особенностью строения *P. hannswrangeli* от других представителей рода *Polyplax* является: первый брюшной стернит с вогнутыми переднебоковыми краями (вид жандармской фуражки). Чешуйчатый стеральный отросток хорошо развит, выступающие углы плейральных пластин IV–VI тонко разделены, вершина не загнута внутрь; длина тела самца 0.9 мм, самки 1.3–1.5 мм (Beaucornu, 1968).

Вошь *P. hannswrangeli* паразитировала только на тёмной (пашенной) полёвке *Agricola agrestis* Linnaeus, 1761 (русское и латинское названия хозяина-прокормителя приведены по: Лисовский и др., 2019) (ИЗ 16.00 экз., ИВ 12.90%, ИО 2.07 экз.). Тёмная полевка встречалась здесь сравнительно широко, в 12 из 22 биотопов. Зверёк тяготел к околородным (приречным, приозёрным), залесённым и полуоткрытым биотопам. Открытые степные участки эта полёвка избегала. В целом, по подзоне разнотравно-дерновинно-злаковой степи её доля от суммарного обилия всех учтённых мелких млекопитающих не превышала 1.5%, зверёк отнесён к редким видам – 0.21 особь на 100 конусо-суток (в давилку отловлена лишь одна особь тёмной полевки).

P. hannswrangeli встречен на полёвках в двух биотопах – на вырубке сосново-березовой шиповниково-разнотравной и в посадках сосновых мёртвопокровных.

Для оценки количественных показателей использовали общепринятые в паразитологии индексы (Беклемишев, 1961): индекс встречаемости – ИВ (число зараженных особей в процентах от исследованных), индекс обилия – ИО (среднее число паразитов, приходящееся на одного исследованного зверька, экз.), средняя интенсивность заражения зверьков эктопаразитами – ИЗ (среднее число паразитов, обнаруженных на одном зараженном животном, экз.).

В заключение необходимо ещё раз подчеркнуть, что вошь *P. hannswrangeli* в настоящее время известна для лесотундры, северной и средней тайги, а также разнотравно-дерновинно-злаковой степи Западно-Сибирской равнины.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н. 1961. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций эктопаразитов и нидиколов. Зоологический журнал 40 (2): 149–158. [Beklemishev V.N. 1961. Terminy i ponyatiya neobkhodimye pri kolichestvennom izychenii populyatsii ektoparazitov i nidikolov. Zoologicheskii Zhurnal 40 (2): 149–158. (In Russian)].
- Волков В.И., Долгих А.М., Кацко В.И., Зарубина В.И., Прасолова Н.И. 1978. Эктопаразиты мелких млекопитающих восточной части БАМа. Паразитология 12 (6): 529–538. [Volkov V. I., Dolgikh A. M., Katsko V. I., Zarubina V. N., Prasolova N. N. Ectoparasites of small mammals from the northeastern part of Baikal-Amur railway. Parazitologiya 12 (6): 529–538. (In Russian)].
- Гибет Л.А., Никифоров Л.П. 1959. Материалы по иксодовым клещам лесостепи Западной Сибири. Зоологический журнал 38 (12): 1806–1812. [Gibet L.A., Nikiforov L.P. Materialy po iksodovym kleshcham lesostepi Zapadnoi Sibiri. Zoologicheskii zhurnal 38 (12): 1806–1812. (In Russian)].
- Ельшин С.В. 1983. Вши мелких млекопитающих Северного Зауралья. Фауна и экология насекомых Урала. Информ. матер. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, УНЦ АН СССР, 17–18. [Elshin S.V. 1983. Lice of small mammals of Northern Trans-Urals. Inform. Mat. Instituta ekologii rastenii i zhivotnykh, Sverdlovsk, 17–18. (In Russian)].
- Ильина И.С., Лапшина Е.И., Махно В.Д., Романова Е.А. 1976. Растительность Западно-Сибирской равнины: карта. М., ГУГК. [Il'ina I.S., Lapshina E.I., Makhno V.D., Romanova E.A. Vegetation of North-Western Siberian plain. A Map., GUGK. (In Russian)].
- Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко М.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д. 1985. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, Наука, 251 с. [Il'ina I.S., Laphina E.I., Lavrenko M.N., Melzer L.I., Romanova E.A., Bogoyavlenskii B.A., Makhno V.D. 1985. Vegetation cover of Western Siberian Plain. Novosibirsk, Nauka, 251 pp. (In Russian)].
- Кочетков А.В. 1935. Клещи семейства Ixodidae в Зауралье. Труды Всесоюзного ин-та экспериментальной ветеринарии. Т. XI. Протозойные заболевания. Серия XIV Ветеринария. М., Л., Изд-во Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В.И. Ленина, 2: 124–127. [Kochetkov A.V. 1935. Kleshchi semeistva Ixodidae v Zaural'e. Trudy vsesoyuznogo institute experimentalnoi veterenarii. V. 11.

Protozoinye zabolevaniya. Ser. 14. Veterinariya. Isd. Lenin All-Union Agricultural Academy, Moscow, 2: 124–127. (In Russian)].

Кравченко В.Н., Стариков В.П., Ялымова Д.М. 2022. Заражённость вшами мыши-малютки *Micromys minutus* Pallas, 1771 в Южном Зауралье. Матер. IV Международного паразитологического симпозиума «Современные проблемы общей и частной паразитологии». Санкт-Петербург, Изд-во СПбГУВМ, 119–121. [Kravchenko V.N., Starikov V.P., Yalymova D.M. 2022. Lice infection in the baby mice *Micromys minutus* Pallas, 1771 in the southern Trans-Ural. Proseedings of the IVth International parasitological symposium “Modern problems of general and practical parasitology, St. Petersburg, Izd. SPbGUVМ, 119–121. (In Russian)].

Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Ермаков О.А., Козлов Ю.А., Смирнов Д.Г., Стахеев В.В., Глазов Д.М. 2019. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. М., Товарищество науч. изд. КМК, т. 56, 191 с. [Lisovskii A.A., Sheftel B.I., Saveljev A.P., Ermakov O.A., Kozlov Yu.A., Smirnov D.G., Stakheev V.V., Glasov D.M. 2019. Mammals of Russia: list of species and practical aspects. Proceedings of Zoological museum, Moscow state university, KMK Publishers, 191 pp. (In Russian)].

Логиновский Г.Е. 1965. Распространение и сезонный ход активности *Ixodes persulcatus* в Курганской области. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. М., Медицина (4): 487–488. [Loginovskii G.E. 1965. Rasprostranenie i sezonnyi khod aktivnosti *Ixodes persulcatus* v Kurganskoi oblasti. Meditsinskaya parazitologiya i parasitarnye bolezni (4): 487–488. (In Russian)].

Науменко Н.И. 2008. Флора и растительность Южного Зауралья: Монография. Курган, Изд-во Курганского гос. ун-та, 512 с. [Naumenko N.I. Flora i rastitelnost' Yuzhogo Zauralya. Kurgan, Izd. Kurnaskogo Universiteta, 512 pp. (In Russian)].

Никулина Н.А. 1978. К фауне вшей (Anoplura) мелких млекопитающих Чарской котловины. Паразитология 12 (3): 278–279. [Nikulina N.A. 1978. On the fauna of lice (Anoplura) from small mammals of the Charskaya hollow. Parazitologiya 12 (3): 278–279. (In Russian)].

Плеснивецкая Г.Г. 1983. Эктопаразиты млекопитающих западного Предверхоянья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1982. 25 с.

Стариков В.П., Вершинин Е.А., Кравченко В.Н., Бородин А.В., Петухов В.А., Берников К.А. 2019. Вши (Anoplura) мелких млекопитающих Среднего Приобья. Паразитология 53 (5): 369–377. [Starikov V.P., Vershinin E.A., Kravchenko V.N., Borodin A.V., Petukhov V.A., Bernikov K.A. 2019. Lice (Anoplura) of small mammals of the middle oB region. Parazitologiya 53 (5): 369–377. (In Russian)].

Стариков В.П., Зарубина В.Н., Вершинин Е.А. 1988. К фауне вшей (Anoplura) грызунов Южного Зауралья. Вопросы динамики популяций млекопитающих. Информ. материалы. Свердловск: УрО АН СССР, 58–59. [Starikov V.P., Zarubina V.N., Vershinin E.A. 1988. K faune vshei yuzhnogo Zauralya. Voprosy dinamiki populyatsii mlekopitayushchikh. Sverdlovsk, 58–59. (In Russian)].

Стариков В.П., Кравченко В.Н., Вершинин Е.А., Берников К.А., Петухов В.А. 2022. Особенности распространения и паразитирования *Polyplax hannswrangeli* Eichler, 1952 (Anoplura) в Западной Сибири. Паразитология 56 (2): 168–176. [Starikov V. P., Kravchenko V.N., Vershinin E.A., Bernikov K.A., Petukhov V.A. 2022. Features of distribution and parasitizing of *Polyplax hannswrangeli* Eichler, 1952 (Anoplura) in western Siberia. Parazitologiya 56 (2): 168–176. (In Russian)].

- Beaucournu J.C. 1968. Les Anoploures de Lagomorphes, Rongeurs et Insectivores dans la Région Paléarctique Occidentale et en particulier en France. J. C. Beaucournu. Annales de Parasitologie Humaine et Comparée. Paris, 43 (2): 201–271.
- Beaucournu J., Arzamasov I.T. 1967. Présence en Biélorussie de *Polyplax hannswrangeli* Eichler, 1952 (Insecta, Anoplura). Caractères différentiels de ce pou avec les espèces affines de *Polyplax* parasitant les campagnols des genres *Clethrionomys* et *Microtus* dans la région paléarctique. Acta Parasitologica Polonica 15 (33): 241–245.
- Černý V. 1959. Die Läuse (Anoplura) der Kleinsäuger des Riesengebirges. In: Die Kleinsäuger des Riesengebirges und deren Parasiten. Sborník národního musea v Praze 15 (3–4): 161–165.
- Durden L.A., Musser G.G. 1994. The sucking lice (Insecta, Anoplura) of the world: a taxonomic checklist with records of mammalian hosts and geographical distributions. Bulletin of the American museum of Natural History, New York, 92 pp.
- Eichler W. 1960. Die Läuse Schlesiens. Acta Parasitologica Polonica 8 (1): 1–22.
- Haitlinger R. 1976. Parasitological investigation of small mammals of Góry Sowie (Middle Sudetes). III. Anoplura (Insecta). Polskie pismo entomologiczne 46 (30): 207–239.
- Mahnert V. 1971. Parasitologische Untersuchungen an alpinen Kleinsäufern: Anoplura (Insecta). Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 44 (3–4): 333–341.
- Wegner Z. 1966. Wszy. Anoplura. In: Katalog fauny polski. Warszawa, Państwowe wydawnictwo naukowe, Część XIX, zeszyt 2, № 6, 1–33.

ON THE EXPANSION OF THE RANGE
OF *POLYPLAX HANNSWRANGELI* EICHLER, 1952 (ANOPLURA)
IN WESTERN SIBERIA

V. P. Starikov, V. N. Kravchenko, E. A. Vershinin, O. Yu. Volodina

Keywords: *Polyplax hannswrangeli*, field vole, South Trans-Ural region

SUMMARY

In the South Trans-Ural region, 2106 insectivores and rodents of 18 species were captured in 2022, and 3633 lice of 9 species were collected from them. The louse *P. hannswrangeli* parasitizing on the field vole was recorded for the first time in this area. A total of 64 specimens of this louse species (adults and larvae) were recorded. The louse *P. hannswrangeli* was found on voles in two out of 22 examined biotopes in a pine-birch wild rose-forb felling and dead cover pine forest. At present, the louse *P. hannswrangeli* in the West Siberian Plain is known from forest-tundra, northern and middle taiga, and herb-bunchgrass steppe. Further studies do not exclude findings of this species in other zones (subzones) of Western Siberia.

ПОТЕРИ НАУКИ

Мария Кирилловна Станюкович

30.01.1960 – 28.05.2023



DOI: 10.31857/S0031184723040063, **EDN:** KIDELL

28 мая 2023 г. на 64 году жизни ушла из жизни ведущий научный сотрудник лаборатории по изучению паразитических членистоногих Зоологического института РАН, кандидат биологических наук, Мария Кирилловна Станюкович.

Мария Кирилловна начала свой путь в науке, поступив на должность лаборанта лаборатории паразитологии ЗИН РАН в 1981 г. Параллельно с работой в Зоологическом институте она обучалась на вечернем отделении биолого-почвенного факультета Ленинградского государственного университета, который она окончила в 1982 г. С первых лет работы в институте исследования Марии Кирилловны были связаны с различными группами гемазовых клещей (Acari: Gamasida). За первое десятилетие

исследований в стенах института Мария Кирилловна подготовила и успешно защитила в 1993 г. кандидатскую диссертацию на тему «Гамазовые клещи летучих мышей России и сопредельных стран».

На протяжении многих десятилетий Мария Кирилловна курировала уникальную фондовую коллекцию гамазовых клещей ЗИН РАН, которую она активно пополняла новыми материалами.

Мария Кирилловна является автором 75 научных публикаций, включая одну монографию. Она активно участвовала в различных конференциях, включая акарологические совещания. Большая часть публикации ее работ посвящена изучению фауны гамазовых клещей, паразитирующих на летучих мышах (Spinturnicidae) и птицах (Rhinonyssidae), а также семействам (Laelapidae, Macronyssidae, Dermanyssidae и др.) с широким спектром хозяев-позвоночных. Марией Кирилловной лично и в соавторстве с другими специалистами был выполнен значительный объем исследований гамазовых клещей – паразитов рукокрылых, обитающих на территории Прибалтики, России, Кавказа, а также Передней и Средней Азии. Ряд материалов этих исследований был обобщен в монографии (Orlova M.V., Stanyukovich M.K., Orlov O.L. Gamasid mites (Mesostigmata: Gamasina) associated with bats (Chiroptera: Vespertilionidae, Rhinolophidae, Molossidae) of boreal Palaearctic zone (Russia and adjacent countries) / Scientific editor A.S. Babenko. Tomsk: Publishing House of Tomsk State University, 2015. 150 p.)

Совместно с коллегами из Окского биосферного государственного природного заповедника ею были выполнены исследования такой обширной и малоизученной группы, как клещи-ринониси́ды (Rhinonyssidae), паразитирующие в носовой полости птиц. Марией Кирилловной был описан ряд новых видов из этой группы, а результаты изучения фауны этих клещей в Европейской части России были обобщены в статье (Бутенко О.М., Лавровская К.И., Станюкович М.К. Клещи ринониси́ды (Acari, Gamasina, Rhinonyssidae) – паразиты птиц России и сопредельных стра. Труды Окского биосферного государственного природного заповедника. 2019. Вып. 38. Рязань: 246–266).

В соавторстве с другими специалистами лаборатории ею было исследовано ультра-тонкое строение сенсорных образований и внутренних органов строения гамазовых клещей. М.К. Станюкович приняла участие в мониторинговых коллективных исследованиях лаборатории на территории Псковской и Новгородской областей. Эти работы были направлены на изучение структуры популяций и сегрегации по экологическим нишам членистоногих в паразитарных сообществах мелких лесных млекопитающих, обитающих на территории Северо-Запада европейской части России.

На протяжении 11 лет Мария Кирилловна добросовестно исполняла обязанности ученого секретаря Зоологического института РАН. Многие годы Мария Кирилловна

принимала самое активное участие в работе профсоюза ЗИН РАН, организовав существенную помощь сотрудникам и членам их семей. По итогам своей общественной работы она была награждена юбилейной медалью «100 лет Российским профсоюзам».

Мария Кирилловна Станюкович запомнилась как интеллигентный и доброжелательный человек, заслуженно снискавший любовь и уважение своих коллег – сотрудников Зоологического института РАН и специалистов-акарологов России и зарубежных стран. Хорошая память о Марии Кирилловне навсегда сохранится в сердцах ее друзей и коллег.

Зоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия
Редколлегия журнала «Паразитология»
e-mail: smedvedev@zin.ru
С. Г. Медведев