

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ПАРАЗИТОЛОГИЯ

ТОМ 57

2023

ВЫПУСК 3



СОДЕРЖАНИЕ

Том 57, № 3, 2023

- Морские желуди *Semibalanus balanoides* (L.) и *Balanus crenatus* Bruguière (Balanidae) – промежуточные хозяева *Fimbriarioides intermedia* (Fuhrmann, 1913) и двух видов рода *Microsomacanthus* (Cestoda, Hymenolepididae), паразитов морских уток Атлантического сектора Арктики и Северной Пацифики 179
- Регель К. В.*
- Морфотипы блох (Insecta, Siphonaptera) 199
- Медведев С. Г.*
- Аннотированный список гамазовых клещей (Mesostigmata, Gamasina), связанных с мелкими млекопитающими, птицами и пресмыкающимися Саратовской области 228
- Поршаков А. М., Корнеева М. Г., Кондратьев Е. Н.*
- О продолжительности периода активности *Dermacentor reticulatus* (Fabricius, 1794) (Parasitiformes, Ixodidae) в таёжной зоне Западной Сибири 245
- Романенко В. Н.*
- Находка *Ixodes ricinus* (L., 1758) (Acari, Ixodinae) выше северной границы ареала в Республике Карелия, Российская Федерация 253
- Федоров Д. Д., Григорьева Л. А.*
- Первая находка *Ixodes lividus* Koch, 1844 (Ixodidae) на территории Республики Коми 261
- Селиванова Н. П., Данилова Е. В.*

CONTENTS

Vol. 57, No. 3, 2023

- Semibalanus balanoides* (L.) and *Balanus crenatus* Bruguière (Balanidae) are intermediate hosts of *Fimbriarioides intermedia* (Fuhrmann, 1913) and two species of the genus *Microsomacanthus* (Cestoda, Hymenolepididae), parasites of sea ducks from the Atlantic sector of the Arctic and Northern Pacific 179
- Regel K. V.*
- Flea morphotypes (Insecta, Siphonaptera) 199
- Medvedev S. G.*
- An annotated checklist of mite species (Mesostigmata, Gamasina) associated with small mammals, birds and reptiles in Saratov Province 228
- Porshakov A. M., Korneev M. G., Kondratev E. N.*
- On the duration of the activity period in *Dermacentor reticulatus* (Fabricius, 1794) (Parasitiformes, Ixodidae) ticks in the taiga zone of Western Siberia 245
- Romanenko V. N.*
- A record of *Ixodes ricinus* (L., 1758) (Acari, Ixodidae) above the northern border of the range in Republic of Karelia, Russian Federation 253
- Fedorov D. D., Grigoryeva L. A.*
- The first finding of *Ixodes lividus* Koch, 1844 (Ixodidae) in Komi Republic 261
- Selivanova N. P., Danilova E. V.*

УДК 576.895.121(265+268):591.557.81:595.351.6

**МОРСКИЕ ЖЕЛУДИ *SEMIBALANUS BALANOIDES* (L.)
И *BALANUS CRENATUS* BRUGUIÈRE (BALANIDAE) –
ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ ХОЗЯЕВА *FIMBRIARIOIDES INTERMEDIA*
(FUHRMANN, 1913) И ДВУХ ВИДОВ РОДА *MICROSOMACANTHUS*
(CESTODA, HYMENOLEPIDIDAE), ПАРАЗИТОВ МОРСКИХ УТОК
АТЛАНТИЧЕСКОГО СЕКТОРА АРКТИКИ
И СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ**

© 2023 г. К. В. Регель*

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
Портовая ул., 18, Магадан, 685000 Россия
*e-mail: kire@ibpn.ru

Поступила в редакцию 19.03.2023 г.

После доработки 03.05.2023 г.

Принята к печати 05.05.2023 г.

Исследована зараженность метацестодами баянусов *Semibalanus balanoides* (L., 1767) и *Balanus crenatus* Bruguière, 1789, собранных в Баренцевом и Белом морях в 2020 г., а также в заливе Шелихова Охотского моря в 2021 г. Вскрыты 313 экз. *S. balanoides* с о-ва Кильдин Баренцева моря и единичные *B. crenatus* со створок мидий *Mytilus edulis* из Печорского и Белого морей. Метацестоды *Fimbriarioides intermedia* (Fuhrmann, 1913) обнаружены на о-ве Кильдин у $1.00 \pm 0.6\%$ *S. balanoides* с интенсивностью инвазии (ИИ) 2–5 экз. и, впервые, у одного из двух *B. crenatus* из Печорского моря (ИИ 15 экз.). Там же в обоих *B. crenatus* впервые встречены метацестоды *Microsomacanthus* sp. I (ИИ 13 и 20 экз., средняя длина крючьев хоботка 39.4 ± 0.1 мкм, лезвия 10.7 ± 0.1 мкм). Другой вид *Microsomacanthus* sp. II (ИИ 19 экз., средняя длина крючьев хоботка 45.7 ± 0.1 мкм, лезвия 14.8 ± 0.1 мкм) найден в одном из четырёх *B. crenatus* Кандалакшского залива Белого моря. В заливе Шелихова Охотского моря (сборы 2021) $8.0 \pm 1.4\%$ *S. balanoides* (при $n = 362$) заражены метацестодами *F. intermedia* (ИИ 1–19 экз.). Представлены описания метацестод и рассмотрена таксономическая принадлежность цистицеркоидов *Microsomacanthus* spp.

Ключевые слова: метацестода, *Fimbriarioides intermedia*, *Microsomacanthus*, морские желуды, Balanidae, *Balanus crenatus*, *Semibalanus balanoides*, морские утки, *Somateria mollissima*, *S. spectabilis*, *Clangula hyemalis*

DOI: 10.31857/S0031184723030018, EDN: FTUAKV

Обыкновенные морские желуды *Semibalanus balanoides* (L., 1767) впервые были указаны в роли промежуточных хозяев цестод Белопольской (1953), обнаружившей

у баянусов в заповеднике «Семь Островов» (восточный Мурман) метацестод трёх видов и обозначившей их как цистицеркоиды «а», «б» и «в». В материале доминировали цистицеркоиды «а», отнесенные автором «с большой долей вероятности» к виду *Fimbriarioides intermedia* (Fuhrmann, 1913) (Hymenolepididae) — фоновому паразиту обыкновенной гаги *Somateria mollissima* L. и гаги-гребенушки *S. spectabilis* L. в районе исследования (Белопольская, 1952, 1953). Цистицеркоид «б» встречен единожды и определён автором как личиночная форма вида *Anomotaenia clavigera* (Krabbe, 1869) (Dilepididae), найденного в заповеднике у морского песочника *Calidris maritima* Brünnich и камнешарки *Arenaria interpres* L. Наконец, цистицеркоид «в», обнаруженный в пяти баянусах, не был идентифицирован с каким-либо видом цестод. Однако согласно описанию Белопольской (1953), метацестоды имели сходное с цистицеркоидом «а» строение, а также идентичные форму и длину хоботковых крючьев, но большее их число (14) и более короткий хвостовой придаток.

Успенская (1963), исследуя фауну гельминтов ракообразных восточного Мурман (в районе Дальних Зеленцов), вновь регистрирует цистицеркоиды «а» как наиболее многочисленные в районе исследования и отмечает колебание зараженности баянусов от 2 до 90% в зависимости от местообитания (Ouspenskaia, 1960; Успенская, 1963). Не достигнув успеха в эксперименте по заражению птенцов неспецифичных хозяев и не имея возможности поставить опыт с гагами, Успенская (1963) осторожно полагает, что морфологические данные всё же позволяют согласиться с мнением Белопольской (1953) о принадлежности цистицеркоидов «а» виду *F. intermedia*.

Идентичные метацестоды обнаружены нами в *S. balanoides* северного побережья Охотского моря, в ареале охотоморской популяции обыкновенной гаги, у которой также паразитирует *F. intermedia* (Атрашкевич и др., 2008; Регель, 2008).

Помимо перечисленных находок, в обыкновенных баянусах на побережье Йоркшира обнаружены метацестоды паразита куликов – дилепидиды *Acanthocirrus retirostris* (Krabbe, 1869), отмеченной в Англии и Ирландии у камнешарки *A. interpres* и чернозобика *Calidris alpina* L. (Williams et al., 1981).

В августе 2020 г. представилась возможность проверить уровень зараженности баянусов *S. balanoides* баренцевоморского побережья Кольского полуострова на свежем материале, собранном П.П. Стрелковым на о-ве Кильдин. Одновременно с обыкновенными баянусами были переданы для просмотра единичные особи зубчатых баянусов *Balanus crenatus* Bruguière на створках мидий *Mytilus edulis* L. из Печорского и Белого морей. Наконец, в августе 2021 г. мной собраны и исследованы свежие выборки баянусов из залива Шелихова Охотского моря – основного района обитания охотоморской популяции обыкновенной гаги.

В статье представлены результаты исследования зараженности баянусов из перечисленных мест сборов 2020 и 2021 годов из Белого, Баренцева и Охотского морей. Для последнего региона уточнены полученные ранее данные 2006–2007 г. Приведены иллюстрированные описания трёх обнаруженных видов метацестод, а также инвазионных яиц *Fimbriarioides intermedia*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сборы баянусов

Баренцевоморская выборка: более 300 экз. *Semibalanus balanoides* собраны в бухте Могильной о-ва Кильдин (69.320639° N, 34.327389° E) П.П. Стрелковым в августе 2020 г. Живой материал (камни, обросшие баянусами) доставили в Санкт-Петербург, поместили в аквариум факультета географии СПбГУ и содержали при 10°C. Половина выборки исследована *in vivo* в сентябре 2020, вторая – была заморожена и вскрыта в январе 2021 г.

Печорская выборка: единичные экземпляры *B. crenatus* (2 зрелых и 5 молодых) сняты с двух створок мидий, содержащихся в том же аквариуме (см. выше), и исследованы *in vivo* в сентябре 2020 г. Мидии добыты в августе 2020 г. в Хайпудырской губе (68.714167°N, 59.716944°E) с глубины 5 м (тралом Сигсби) в период работы экспедиции БС ЗИН РАН на судне «Профессор Владимир Кузнецов», собраны А.А. Мирослобовым.

Беломорская выборка: 4 зрелые и 5 мелких особей *B. crenatus* сняты с двух замороженных мидий, собранных В.М. Хайтовым 23.08.2020 на берегу Кандалакшского залива в окрестностях пос. Лувеньга (67.096667° N, 32.713556° E). Вскрыты в январе 2021 г.

Охотоморские выборки *S. balanoides*: 166 баянусов из залива Кекурный (59.144053° N, 154.354194° E) из сбора 2006 г.; 220 – из бухты Астрономическая (59.152722° N, 153.320372° E) залива Бабушкина, из сборов 2006–2007 г.¹; и более 350 баянусов, собранных в августе 2021 г. на рифах Наяханской губы залива Шелихова, восточнее пос. Эвенск (61.864961° N, 159.402856° E).

Вскрытие баянусов

Отделив скальпелем известковый домик рачка от субстрата (и удалив у *B. crenatus* известковое основание), захватывали пинцетом основание пучка ножек и извлекали тело рачка из мантийной полости. Тело помещали между двумя предметными стёклами и исследовали компрессорно под бинокуляром МБИ-10. При обнаружении метастод их измеряли и фотографировали, используя микроскопы (Leica DMLS, AxioImager 1D), после чего помещали на препарат в просветляющую среду (поливинил²). Часть метастод зафиксирована 96° спиртом или глютаральдегидом для дальнейших исследований.

Просмотр коллекций цестод морских уток Белого, Печорского и Охотского морей

В дополнение к характеристике *F. intermedia* приведены описания хоботковых крючьев и инвазионных яиц по материалу от *S. mollissima*, добытой 27.07.2007 в бухте Внутренняя Ямской губы Охотского моря. Зрелые цестоды обнаружены также в материале, собранном К.В. Галактионовым от гаги-гребенушки 2.08.2010 у о-ва Долгий в Печорском море и А. Виноградовой от обыкновенной гаги с о-ва Средний Белого моря в августе 2019.

Для уточнения видового состава цестод рода *Microsomacanthus*, паразитирующих у морских уток Белого и Печорского морей, помимо литературных источников, просмотрены коллекции цестод³ морянки *Clangula hyemalis* L. (собрана в 50–60-х годах на Белом море В.Г. Кулачковой); обыкновенной гаги и гаги-гребенушки (собраны на Белом и Печорском морях В.В. Куклиным в 2007 и К.В. Галактионовым в 2010 г.).

Все измерения приведены в микрометрах, если не указано иначе.

¹ Первые результаты исследования этих сборов были представлены ранее (Регель, 2008). Здесь они дополнены результатами вскрытия размороженных баянусов из сбора 2007 г.

² Поливиниловый спирт (ПС) – 2 г, ацетон – 7 мл, молочная кислота – 5 мл, глицерин – 5 мл, дистиллированная вода – 10–20 мл. Смесь нагревается на водяной бане до полного растворения гранул ПС.

³ Хранятся в лаборатории паразитических червей ЗИН РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Метацестоды баянусов

В обыкновенных баянусах *S. balanoides* из Баренцева и Охотского морей обнаружены метацестоды только одного вида – *Fimbriarioides intermedia* (рис. 1, 2). Показатели их заражённости представлены в табл. 1, в том числе: экстенсивность инвазии (ЭИ), интенсивность инвазии (ИИ), индекс обилия (ИО).

Таблица 1. Зараженность баянусов *Semibalanus balanoides* метацестодами *Fimbriarioides intermedia* в Баренцевом и Охотском морях

Table 1. Metacestode *Fimbriarioides intermedia* infestation of *Semibalanus balanoides*, collected in the Barents Sea and in the Sea of Okhotsk

Место, дата сбора	Вскрыто баянусов, экз.	ЭИ%	ИИ, экз.	ИО, экз.
Баренцево море:				
О-в Кильдин, август 2020	313	1.0 ± 0.6	2–5	0.03
Охотское море:				
Залив Кекурный, июль 2006	166	2.4 ± 1.2	1–2	0.04
Бухта Астрономическая, июль 2006	50	4.0 ± 2.8	2–12	0.28
Бухта Астрономическая, август 2007	170	3.5 ± 1.4	1–3	0.06
Гижигинская губа, август 2021	362	8.0 ± 1.4	1–19	0.49

Первые вскрытия единичных зубчатых баянусов *B. crenatus* из Печорского и Белого морей дали иной результат. В них (помимо метацестод *F. intermedia*) впервые обнаружены цистицеркоиды двух видов рода *Microsomacanthus*. Первый из них – *Microsomacanthus* sp. I (рис. 3) – найден в Хайпудырской губе Печорского моря у двух зрелых экземпляров *B. crenatus* с ИИ 13 и 20 экз. При этом один из этих баянусов был совместно заражён 15 экз. *F. intermedia*. Напротив, лишь в одном зубчатом баянусе из Кандалакшского залива Белого моря, вскрытом после размораживания, найдено 19 метацестод другого вида – *Microsomacanthus* sp. II (рис. 4).

Часть препаратов с метацестодами из баянусов Белого, Печорского и Охотского морей передана на хранение в лабораторию паразитических червей ЗИН РАН.

Fimbriarioides intermedia (рис. 1, 2). В исследованном материале ИИ баянусов *S. balanoides* варьирует от 2 до 5 в сборах с о-ва Кильдин и от 1 до 19 – из Охотского моря. Также относительно высока ИИ баянуса *B. crenatus*, заражённого совместно метацестодами *Microsomacanthus* sp. I (13) и *F. intermedia* (15). Интенсивное заражение баянусов обусловлено удобной упаковкой яиц *F. intermedia*, которые выходят из зрелых маточных проглотид в виде цепочек из 10–30 округлых яиц (рис. 1а). Средний размер наружной оболочки фиксированных спиртом яиц $92.3 \pm 2.0 \times 68.9 \pm$

1.3, зернистой оболочки $55.4 \pm 2.4 \times 44.2 \pm 2.0$, эмбриофора $41.2 \pm 1.2 \times 32.4 \pm 0.6$, онкосферы $33.3 \pm 1.1 \times 26.9 \pm 1.1$. Длина эмбриональных крючьев 14–15.

Характеристика метацистод *F. intermedia* в основном дана по материалу 2021 г. от *S. balanoides* из Наяханской губы Охотского моря. В виде дополнения, в конце описания, приведены некоторые параметры цистицеркоидов *F. intermedia* от обыкновенных баянусов о-ва Кильдин Баренцева моря и от нового хозяина – зубчатого баянуса из Хайпудырской губы Печорского моря.

В выборке 2021 г. обнаружены преимущественно полностью сформированные метацистоды. Лишь в двух баянусах найдены ранние стадии морфогенеза (от стадии формирования первичной полости до раннего сколексогенеза), очевидно принадлежащие обсуждаемому виду, т.к. такое строение наружных оболочек (экзоцисты и капсулы) выявлено только у метацистод *F. intermedia*. При этом другие виды метацистод в исследованных выборках *S. balanoides* из Охотского моря не обнаружены.

Диаметр метацистод на стадии первичной полости 117 и 150; размер одной на стадии дифференциации 168×150 , на стадии раннего сколексогенеза – от 185×189 до 225×235 (рис. 1б–1в). Также дважды, наряду со сформированными, найдены единичные особи на стадии позднего сколексогенеза и начала инвагинации, их размер варьирует от 209×227 до 270×308 (рис. 1г–1д). Морфогенез метацистод *F. intermedia* проходит по характерному для представителей рода *Fimbriaria* типу «циклоцерк» (Котельников, 1971), при котором линейный рост тела цистицеркоида, ограниченный наружной неклоточной оболочкой (экзоцистой), идёт циклично (рис. 1в–1д). Обычно метацистоды локализуются на стенке средней кишки рачка (рис. 2а) и очень редко встречаются в области пищеварительных желёз или на семенниках. Вокруг метацистод формируется капсула, образованная клеточными элементами хозяина (рис. 1б–1д, 2б). Толщина стенки капсулы достигает 35–68. Размер метацистод без учёта капсулы варьирует в широких пределах. У наиболее крупных особей, при низкой ИИ 1–2 экз. размер наружной цисты достигал 426×417 и 443×386 . Пределы размера экзоцисты при ИИ более 10 экз. колеблются от 273×174 до 372×350 , в среднем $312.2 \pm 7.3 \times 268.6 \pm 7.8$ при $n = 34$. Различия в объёмах метацистод обусловлены степенью развития хвостового придатка, который, оплетая эндоцисту, у крупных особей может занимать до 2/3 полости (объёма) наружной цисты. При механическом разрушении капсулы и толстостенной (3–4) экзоцисты (рис. 2з) иногда удавалось извлечь цистицеркоид с неповреждённым хвостовым придатком длиной до 2.8 мм и толщиной 17–130 (рис. 2в). Размер внутренней цисты (эндоцисты) варьирует не столь широко – от 173×169 до 247×202 , в среднем $218.3 \pm 2.8 \times 184.7 \pm 2.0$ ($n = 43$) (рис. 2в, 2г).

Общая толщина стенки эндоцисты, состоящей из пяти слоев, 7.0–15.0, толщина пристеночной части шейки 5–10, ширина сколекса 87–138 (средняя 115.1 ± 2.6 , $n = 30$), размер присосок $49\text{--}58 \times 45\text{--}53$. Хоботковых крючьев 10, их длина 23.0–25.5⁴, лезвия 5.5–7.0, корневого отростка 3.5–4.0, в среднем 24.5 ± 0.07 , 6.6 ± 0.05 и 4.0 ± 0.01 ($n = 78$), соответственно (рис. 2д).

⁴ Крючья хоботка ленточной стадии *F. intermedia* изучены у двух комплектных половозрелых цестод: длина крючьев 22.0–24.5, лезвия 6.0–7.0, корневого отростка 3.5–4.0 (рис. 2е).

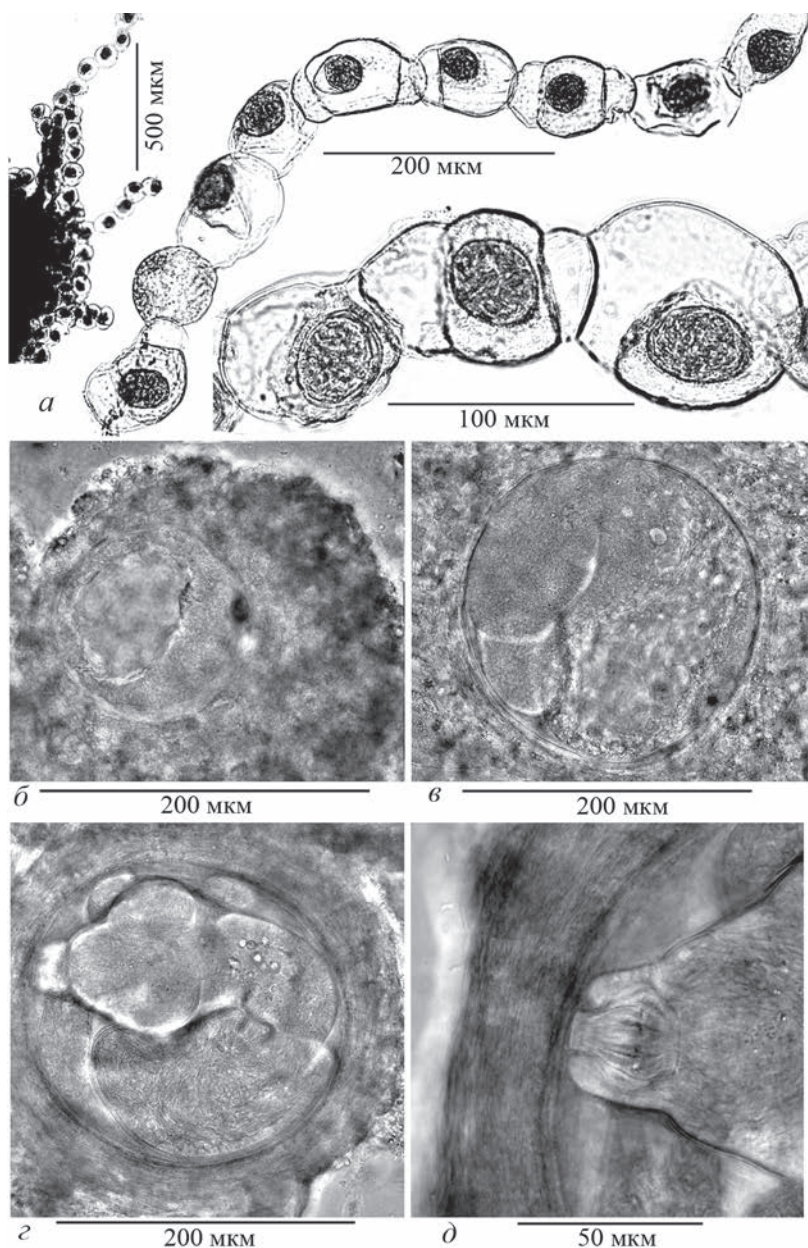


Рисунок 1. Яйца *Fimbriarioides intermedia* и некоторые стадии постэмбрионального развития вида из спонтанно заражённых баянусов *Semibalanus balanoides*: *a* – цепочки яиц; *б* – первичная полость; *в* – дифференциация (дефинитивного отдела и церкомера); *г* – поздний сколексогенез; *д* – хоботок не полностью втянут, крючья ещё не инвертированы.

Figure 1. The eggs of *Fimbriarioides intermedia* and several stages of postembryonal development of this species from spontaneously infected *Semibalanus balanoides*: *a* – chain of eggs; *б* – primary lacuna; *в* – differentiation (on the definitive part and cercomer); *г* – late stage of scolex development; *д* – proboscis not fully retracted, rostellar hooks not yet inverted.

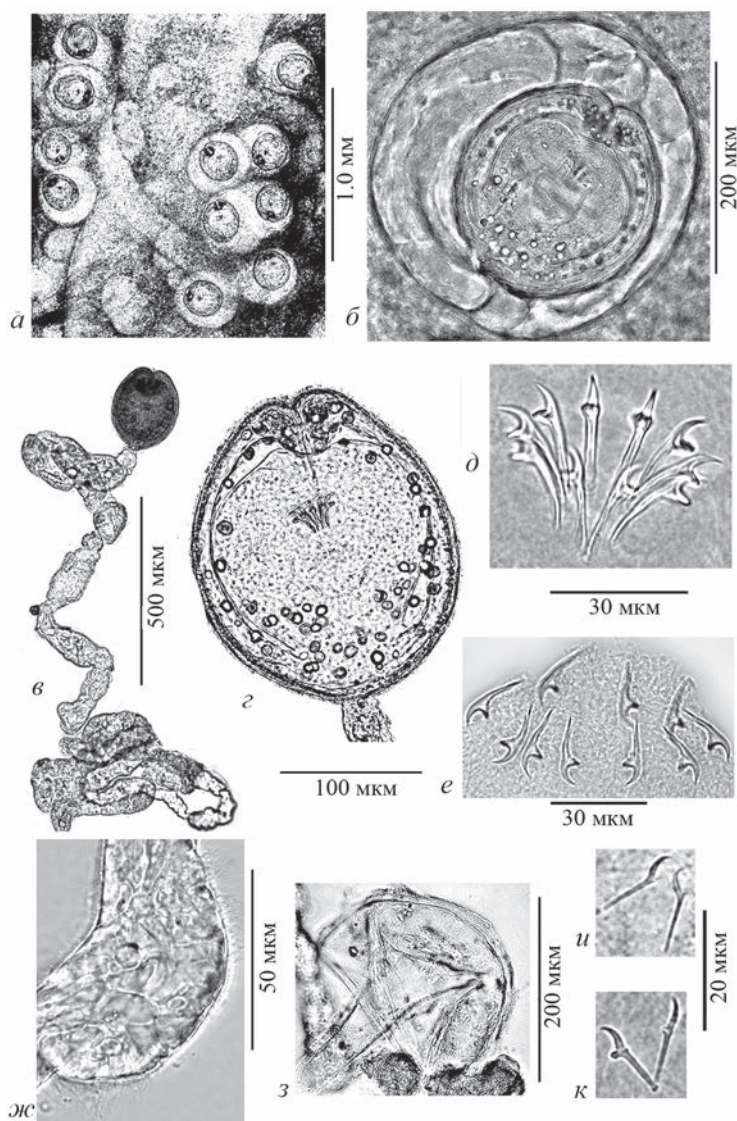


Рисунок 2. Сформированные метацестоды и хоботковые крючья комплектной зрелой цестоды *Fimbriarioides intermedia*: *а* – участок кишки баянуса с метацестодами; *б* – одна из них; *в* – цистицеркоид, извлечённый из капсулы и экзоцисты; *з* – эндоциста; *д* – венчик хоботковых крючьев метацестоды; *е* – хоботок с крючьями зрелой цестоды; *ж* – длинные микроворсинки на хвостовом придатке; *з* – толстостенная экзоциста после извлечения цистицеркоида; *и* – средняя и *к* – латеральная пары эмбриональных крючьев.

Figure 2. Fully development metacestodes and rostellar hooks of complete (whole) gravid cestode *Fimbriarioides intermedia*: *a* – part of the balanus intestine with metacestodes; *б* – one of them; *в* – cysticercoid extracted from capsule and exocyst; *з* – endocyst; *д* – coronas (corollas) of metacestode rostellar hooks; *е* – rostellum of complete gravid cestode with hooks; *ж* – long microvilli on the caudal appendage; *з* – thick-walled exocyst after cysticercoid extraction; *и* – middle and *к* – lateral pairs of embryonic hooks.

На хвостовом придатке цистицеркоидов, извлеченных из капсул и экзоцист, отмечен густой покров из микроворсинок длиной 6–7 (рис. 2ж). Эмбриональные крючья обычно расположены на хвостовом придатке, очень редко единичные крючья проникают в фиброзно-паренхиматозный слой стенки цисты. Варьируют длина (14–16) и форма эмбриональных крючьев разных пар (рис. 2и, 2к).

Ниже дано краткое дополнение к описанию цистицеркоидов *F. intermedia* по материалу от обыкновенных баянусов о-ва Кильдин и от зубчатого баянуса Хайпудырской губы.

Параметры метацестод *F. intermedia* от обыкновенного баянуса *S. balanoides* с о-ва Кильдин близки приведенным выше: средний размер экзоцисты (при ИИ 3–5 и $n = 7$) – $292.0 \pm 7.9 \times 274.6 \pm 6.2$, эндоцисты – $213.9 \pm 6.4 \times 186.4 \pm 6.9$, длина крючьев хоботка 23.0–25.0, лезвия 6.0–7.0, корневого отростка 4.0. Метацестоды из баянуса *B. crenatus* были лишены капсул (лишь у одной сохранились следы экзоцисты), и их цистицеркоиды заметно мельче, чем в типичном хозяине – *S. balanoides*. Размер эндоцисты в поливиниле колеблется от 143×120 до 208×175 , в среднем $160.8 \pm 6.7 \times 139.9 \pm 5.5$, при $n = 12$. Хвостовые придатки относительно короткие, не более чем в 3–4 раза длиннее цисты. Длина крючьев хоботка 21.0–25.0 (в среднем 22.9 ± 0.4 , при $n = 15$), лезвия 6.0–6.5 (6.0 ± 0.03), корневого отростка 3.5–4.5 (4.0 ± 0.09). Длина эмбриональных крючьев 14–16, у большинства метацестод часть крючьев смещена в стенку цисты.

Microsomacanthus sp. I (рис. 3). При вскрытии баянусов *B. crenatus* из Печорского моря большая часть цистицеркоидов выпала из тонких неклеточных оболочек (экзоцист) и только часть из них сохранила хвостовые придатки (рис. 3а–3в). Лишь 5 метацестод, прикрепленных к кишке баянуса, сохранили экзоцисты (этот материал зафиксирован в глутаре для морфологических исследований). Размер цисты живых (рис. 3а, 3б) и заключенных в поливинил (рис. 3в) цистицеркоидов варьирует от 250×235 до 300×240 (в среднем $273.6 \pm 4.6 \times 239.2 \pm 1.9$, $n = 10$). Общая толщина пяти слоёв стенки цисты 9–18, пристеночной части шейки 13–20 (рис. 3г). Ширина свободной части шейки 85–137. Диаметр сколекса 170–189, размер присосок 75–98 $\times$ 60–74. Диаметр втянутого хоботка 65–76. На хоботке 10 диорхонидных крючьев длиной 38–41 (в среднем 39.4 ± 0.11 , $n = 33$), лезвие около $\frac{1}{4}$ длины крючка 9.5–11 (10.7 ± 0.06) (рис. 3д). Длина хвостового придатка 235–430, толщина от 28 до 111. Длина эмбриональных крючьев 15–16.5 (рис. 3е), часть крючьев обычно смещена в фиброзно-паренхиматозный слой стенки цисты (рис. 3ж).

Microsomacanthus sp. II (рис. 4). При вскрытии размороженных баянусов *B. crenatus* Кандалакшского залива из тела одного рачка выпали 10 сформированных метацестод с частично утерянными хвостовыми придатками (рис. 4а) и 2 не завершивших морфогенез цистицеркоида (рис. 4б). Несколько метацестод, прикрепленных к кишке рачка (5 сформированных и 2 не завершившие развитие), были сначала зафиксированы спиртом, а затем также заключены в поливинил (их параметры приведены ниже в круглых скобках). У не завершивших развитие (инвагинацию)

метацестод, возможно, в результате замораживания, произошла деформация цист, а с выдвинутых хоботков были утеряны крючья (рис. 4б). Размер асимметричных цист 265×170 и 300×172 (265×138 и 317×193). Внутри одной из них сохранились уродливые хоботковые крючья, сходные с группой мелких крючков, обнаруженных и описанных ниже у одной из сформированных метацестод. Размер цисты последних варьировал у 10 нефиксированных особей от 294×243 до 347×294 , средняя длина цисты 313.7 ± 5.0 , ширина – 269.5 ± 5.4 (у 5 цист после фиксации – 300 ± 8.4 и 261 ± 6.5 , соответственно). Ширина хвостового придатка – от 85 до 153. Просмотр деталей внутреннего строения метацестод стал возможным только после просветления их в поливиниле (рис. 4в–4з). Средняя толщина стенки цисты, состоящей из пяти слоёв, 18.3 ± 0.8 , пристеночной части шейки – 26.1 ± 1.8 (рис. 4в, 4д). Диаметр сколекса варьировал от 151 до 201, в среднем 169.5 ± 5.2 . Хоботок вооружён 10 крючьями диорхоидного типа длиной 44.0–49.5 (в среднем 45.7 ± 0.5 , $n = 67$), длина лезвия – 14.0–16.0 (14.8 ± 0.07) (рис. 4в, 4з). Одна из полностью сформированных метацестод имела две группы уродливых крючьев хоботка, одна из которых включала более 10 крючков длиной 20–22 мкм, а вторая – 3–4 S-образных крючка длиной 33–37 (рис. 4е, 4ж). Эмбриональные крючья локализовались как в остатках хвостового придатка, так и во внутреннем слое стенки цисты, варьировали длина (15–18) и форма крючьев разных пар (рис. 4з).

***Microsomacanthus* spp. морских уток Белого и Баренцева морей**

Для предварительного определения видовой принадлежности метацестод рода *Microsomacanthus* проведено сравнение параметров хоботковых крючьев найденных цистицеркоидов и цестод, паразитирующих у гаг и других морских уток Белого, Баренцева морей и сопредельных акваторий приатлантического сектора Арктики.

Согласно литературным и собственным данным, в фауне цестод обыкновенной гаги этих морей род *Microsomacanthus* представлен 7 видами: *M. microsoma* (Creplin, 1829); *M. diorchis* (Fuhrmann, 1913); *Microsomacanthus* sp. (syn. *M. ductilis* sensu Galkin et al., 1997); *M. jaegerskioeldi* (Fuhrmann, 1913); *M. parasobolevi* Regel, 2005; *M. polystictae* Regel, 1988 и *M. somateriae* Ryzhikov, 1965 (Белопольская, 1952; Галактионов и др., 1997; Галкин, 1997; Галкин и др., 1999; Галкин, Регель, 2010; Куклина, Куклин, 2019; Кулачкова, 1958; Регель, 2019; Galkin et al., 2005, 2006, 2008). Из них у гаг Белого моря доминируют *M. diorchis* и *M. microsoma* (Кулачкова, 1958, 1979). При этом у взрослых гаг в период весеннего прилёта особо отмечена сильная заражённость видом *M. microsoma* (Кулачкова, 1958). Это подтверждают и оригинальные данные – результаты определения фиксаций цестод рода *Microsomacanthus* от 6 взрослых *S. mollissima*, добытых на Белом море в начале июня 2007. Все 6 гаг были инвазированы *M. microsoma*, а 4 из них ещё двумя видами (*M. diorchis* и *M. jaegerskioeldi*). Из этих трёх видов (а также из остальных перечисленных выше) *M. microsoma* имеет наиболее близкие параметры хоботковых крючьев (длина крючка 45–50/длина лезвия 14–15) к представленной выше характеристике метацестод *Microsomacanthus* sp. II.

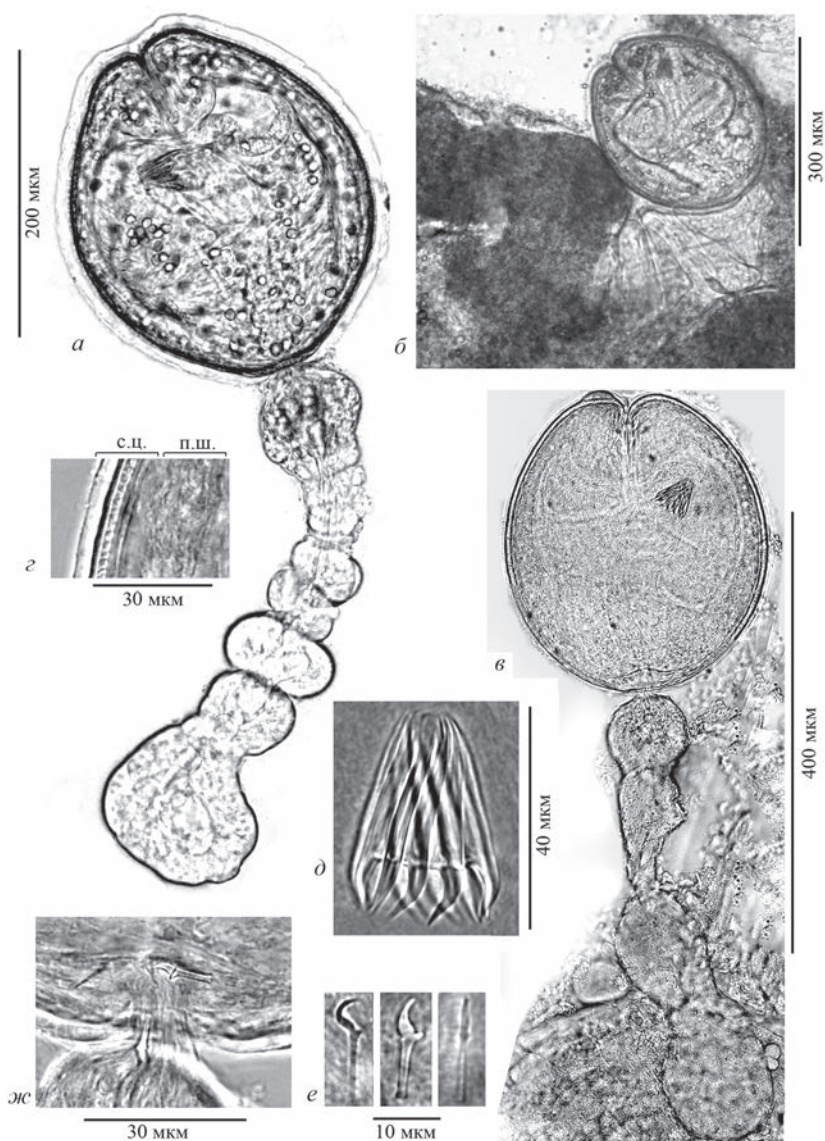


Рисунок 3. Полностью сформированные метацестоды *Microsomacanthus* sp. I: *a* – цистицеркоид, извлечённый из тканей *Balanus crenatus*; *б* – цистицеркоид с плотно прилегающим хвостовым придатком в тканях баянуса; *в* – он же, после просветления в поливиниле; *г* – стенка цисты (с.ц.) и пристеночная (окружающая сколеки) часть шейки (п.ш.); *д* – хоботковые крючья; *е* – эмбриональные крючья; *ж* – они часто проникают из хвоста в фиброзный слой цисты.

Figure 3. Fully-formed metacercariae *Microsomacanthus* sp. I: *a* – cysticercoideum extracted from the tissues of *Balanus crenatus*; *б* – cysticercoideum with a tightly adjacent tail appendage in the tissues of balanus; *в* – the same, after enlightenment in polyvinyl; *г* – the cyst wall (с.ц.) and the exfoliated (surrounding scolex) part of neck (п.ш.); *д* – rostellar hooks; *е* – embryonic hooks; *ж* – they often penetrate from the tail into the fibrous layer of cysts.

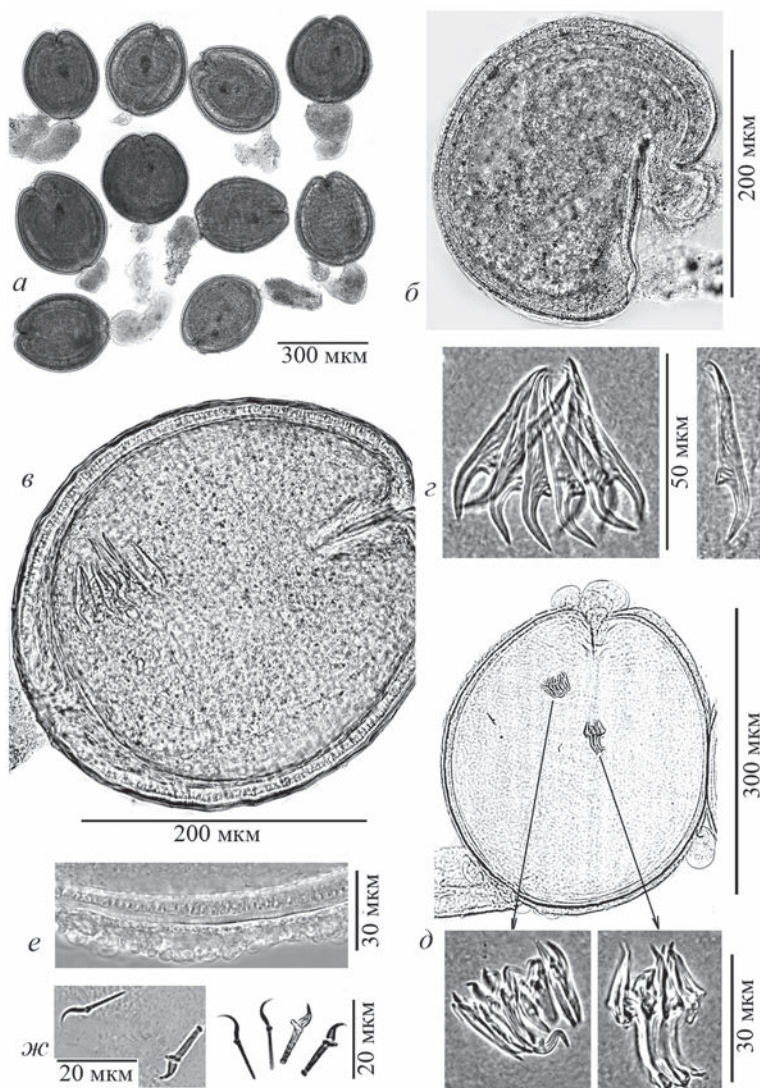


Рисунок 4. Метацисты *Microsomacanthus* sp. II из размороженных *Balanus crenatus*:
 а – полностью сформированные метацисты, частично или полностью потерявшие
 хвостовые придатки; б – деформированная циста не завершившей инвагинацию метацисты
 (утрачены крючья хоботка, выдвинутого из устья цисты); в – циста через 3 часа после
 просветления в поливиниле; г – хоботковые крючья; д – цистицеркоид с тератологией
 крючьев хоботка; е – стенка цисты с разбухшей (расслоившейся) наружной оболочкой;
 жс – эмбриональные крючья.

Figure 4. Metacystodes *Microsomacanthus* sp. II from defrosted *Balanus crenatus*:
 а – fully-formed cysticercoids that partially or completely lost tail appendages; б – misshapen
 cyst of metacystodes that did not completely invaginated (hooks of the proboscis protruding
 from the cyst aperture are lost); в – cysticercoid after 3 hours enlightenment in polyvinyl;
 г – rostellar hooks; д – cysticercoid with rostellar hooks teratology; е – cyst wall
 with an outer layer swollen (exfoliated, stratified); жс – embryonic hooks.

Предварительное изучение коллекции цестод морянки *Clangula hyemalis* L. Белого моря показало наличие в ней 8 видов рода *Microsomacanthus* (доминируют среди них 4 вида, помеченные звёздочками*): *M. microsoma*; *M. abortiva* (Linstow, 1904); *M. jaegerskioeldi**; *M. mica* Regel, 1988; *M. polystictae* Regel, 1988*; *M. sobolevi* Spassky et Jurpalova, 1964*; *M. tuvensis* Spasskaja et Spassky, 1961 и *Microsomacanthus* sp.*. Из перечисленных видов три (доминирующих) имеют близкие параметры хоботковых крючьев к таковым метацестод *Microsomacanthus* sp. I: *M. polystictae* (38–42/11–12), *M. sobolevi* (39–42/10–12) и *Microsomacanthus* sp. (40–43/11–12).

ОБСУЖДЕНИЕ

Определение видовой принадлежности метацестод из спонтанно заражённых промежуточных хозяев возможно лишь при наличии уникальных по размеру и форме хоботковых крючьев цестод. В данной работе мы вынуждены идти более сложным путём: идентификация метацестод опирается на знание видового разнообразия цестод гаг и других морских уток исследуемой территории, а также особенностей их питания.

Как уже отмечено во введении, у баянусов *S. balanoides* неоднократно регистрировали спонтанную инвазию цистицеркоидами «а», отнесёнными «с большой долей вероятности» к виду *Fimbriarioides intermedia* (Белопольская, 1953; Ouspenskaia, 1960; Успенская, 1963). Кроме того, можно полагать, что цистицеркоиды «в», имевшие, согласно описанию Белопольской (1953), сходное с цистицеркоидом «а» строение, но большее число хоботковых крючьев (14) и более короткий хвостовой придаток, также принадлежат виду *F. intermedia*. Увеличение числа хоботковых крючьев цистицеркоидов «в» выглядит тератологией – удвоение нескольких (2–5) крючьев в венчике, в норме имеющем 10 крючьев, отмечалось как уродство у ювенильных *Fimbriaria* sp. А длина хвостового придатка метацестод сильно варьирует и обычно зависит от интенсивности инвазии промежуточного хозяина. В нашем материале у метацестод *F. intermedia* не отмечено «дубликации» крючьев хоботка.

Напомним, что ленточная стадия *F. intermedia* (Fuhrmann, 1913) была описана от обыкновенной гаги Исландии по материалу без сколексов. Белопольская (1952) впервые дополнила характеристику вида описанием сколекса от комплектных цестод, указав количество (10) и длину хоботковых крючьев (25.0), а рисунок опубликовала одновременно с описанием цистицеркоида «а» (Белопольская, 1953, рис. 1в, 1г). Идентичную длину хоботковых крючьев (24–25) цистицеркоида «а» и рисунок крючка привела Успенская (Ouspenskaia, 1960, fig.17,3; 1963, рис. 19,3). Шиллер также нашёл комплектных цестод в материале от тихоокеанского подвида обыкновенной гаги (*S. mollissima v-nigrum*) и гаги-гребенушки на Аляске и описал сколексы *F. intermedia* и хоботковые крючья сходной формы, длиной 22.0 (Schiller, 1955, Plate I, fig. 11, 12). Приведённые авторами рисунки хоботковых крючьев взрослых цестод *F. intermedia* и метацестод из баянусов дают представление о длине лезвия (около 1/4 длины

крючка) и корневого отростка (около 1/6 длины крючка). В нашем материале (от охотоморской гаги) длина крючьев *F. intermedia* варьирует в пределах 22.0–24.5, лезвия 6.0–7.0, корневого отростка 3.5–4.0 (рис. 2e).

Итак, в подтверждение видовой принадлежности метацестод из баянусов к виду *F. intermedia* можно предъявить, во-первых, идентичные характеристики хоботковых и эмбриональных крючьев метацестод и взрослых цестод. Во-вторых, именно этот вид доминирует у обыкновенных гаг и гаг-гребенушек в заповеднике «Семь Островов» (Белопольская, 1952), а также у взрослых обыкновенных гаг в Кандалакшском заповеднике в период весеннего прилёта (Кулачкова, 1958). В последнем районе у погибшего летом самца гаги отмечена гиперинвазия цестодами, в т.ч. видом *F. intermedia* (ИИ = 1466); значительно слабее заражены этим паразитом нелётные птенцы – 2 из 14 с ИИ не более 2 (Кулачкова, 1979). Всё это обусловлено возрастными различиями рациона. Известно, что у взрослых гаг исключительно важную роль в питании играют бентосные моллюски, прежде всего – мидии (Бианки и др., 1979; Гаврило, Стрём, 2015; Мокиевский и др., 2012; Татаринкова и др., 1979; Шкляревич, Фомина, 2012; Skirnisson, 2016). Важно при этом, что мидии нередко служат субстратом для поселения баянусов и, таким образом, могут выполнять роль пассивных передатчиков инвазионных метацестод. Интересно, что самих баянусов очень редко отмечают в списках кормовых объектов гаг Белого и Баренцева морей (Бианки и др., 1979; Шкляревич, Фомина, 2012).

В результате, учитывая приведённые выше доводы, мы без сомнений относим обсуждаемых метацестод к виду *Fimbriarioides intermedia* и считаем морских усоногих раков *Balanus* spp. его облигатными промежуточными хозяевами.

Здесь следует вспомнить, что ранее в литературе были представлены альтернативные сведения о жизненном цикле *F. intermedia*, надолго связавшие его постэмбриональное развитие с пресноводными циклопидами и остракодами (Jarecka, 1958, 1961). До настоящего времени именно пресноводные рачки упоминались в сводках как основные промежуточные хозяева *F. intermedia* (Спасская, 1966; McDonald, 1969 и др.), хотя это трудно сопоставить с экологией его облигатного дефинитивного хозяина – обыкновенной гаги, которая ведет исключительно морской образ жизни на большей части своего ареала. Ныне уже установлено (Максимова, 1989), что *F. intermedia* ошибочно регистрировали у различных видов птиц в континентальных зонах Евразии (Wiśniewski, 1958; Спасская, 1966; Максимова, 1976 и др.). Основную роль в этом сыграла работа Ярецкой (Jarecka, 1958, p. 88), в которой автор определила как “*Fimbriarioides intermedia*” цестоду от белоглазого нырка *Aythya nyroca* (Güldenstädt) (определила с некоторым сомнением – “this identification is not, however, absolutly certain”). К сожалению, Ярецкая (Jarecka, 1958, p. 89) не привела подробного описания найденной цестоды, а лишь дифференцировала её от *Fimbriaria fasciolaris* (Pallas, 1781) «на основании различий анатомической

структуры» и, главное, по наличию одиночных яиц⁵. Успешно проведя эксперименты по заражению пресноводных циклопов и остракод яйцами обоих видов, Ярецкая (Jarecka, 1958, с. 90) отметила лишь различия формы и числа(!) хоботковых крючьев их цистицеркоидов, описав у “*F. intermedia*” 10 крючьев длиной 0.02 мм, с чуть более длинным (0.011 мм) лезвием, чем у *F. fasciolaris*. При этом у метацестод *F. fasciolaris* автор указывает меньшее число крючьев (обычно 8, изредка 6!), хотя в диагнозе подсемейства Fimbriariinae Wolffhügel, 1900, типовым родом которого избран род *Fimbriaria* Froelich, 1802, приведен безальтернативный признак – одинарная корона из 10 крючьев (Czaplinski, Vaucher, 1994). Здесь следует ещё особо отметить, что описанные Ярецкой параметры крючьев “*F. intermedia*” (с индексом лезвия более 50%) отличаются от таковых не только взрослых цестод и метацестод *F. intermedia* (индекс варьирует в пределах 27–31%), но не известны пока и у других фимбриариин.

Наконец, зрелые яйца *F. intermedia*, также как *F. fasciolaris*, объединены в цепочки, но имеют форму чёток. А одиночные яйца характерны для нескольких видов рода *Fimbriaria* (*F. amurensis* Kotelnikov, 1960; *F. kubanica* Kotelnikov, 1965; *F. czaplinski* Grytner-Ziecina, 1994) и описаны у *Fimbriarioides tadornae* Maksimova, 1976. Повторяя диагноз *F. tadornae* и описывая новый вид *F. spasskajae* от красноногого нырка *Aythya ferina* L. Казахстана, Максимова (1989) свела к этим видам в синонимы “*F. intermedia*” по собственным материалам от нырковых уток Казахстана и материалам коллег из сопредельных регионов. Личиночное развитие *F. tadornae* связано с обитателями солёных (и гиперсолёных) озёр – жаброногими рачками *Artemia salina* (Максимова, 1976, 1989) и *Artemia* spp. (Vasileva et al., 2009). При этом, по мнению Максимовой (1976), у “*F. intermedia*” (синоним *F. spasskajae*) от нырков Казахстана предполагается пресноводный промежуточный хозяин, т.к. нырки предпочитают пресноводные биотопы, и эксперимент по заражению *A. salina* яйцами *F. spasskajae* не увенчался успехом. Таким образом, жизненный цикл *F. spasskajae*, вероятно, проходит с участием пресноводных ракообразных в качестве промежуточных хозяев (Максимова, 1989). Следовательно, не исключая возможность паразитирования у нырков озера Дружно в Польше какого-то неизвестного вида *Fimbriarioides* с «пресноводным жизненным циклом», вопрос о таксономической принадлежности “*F. intermedia*” sensu Jarecka, 1958 оставляем открытым.

Результаты настоящей работы показывают возможные пути циркуляции в морских экосистемах некоторых видов цестод морских уток, в питании которых большую долю составляют мидии с их эпибионтами – баянусами. В нашем материале, именно в снятых с раковин мидий зубчатых баянусах, впервые найдены метацестоды *Microsomacanthus* spp. Несомненно, эти цестоды, также как *F. intermedia*, заражают

⁵ В результате этот признак был включён в последний диагноз рода *Fimbriarioides*: “Oncospheres with spherical outer envelope, leave uterus singly” (Czaplinski, Vaucher, 1994, p. 609).

белянусов независимо от вида субстрата, но паразитирование в рачках, поселившихся на излюбленном кормовом объекте гаг и других морских уток – на мидиях, явно облегчает путь паразита к дефинитивному хозяину.

Предварительное определение метацестод рода *Microsomacanthus*, обнаруженных у белянусов *B. crenatus*, основано не только на морфологической характеристике, но и на данных о видовом разнообразии цестод нырковых уток Белого и Баренцева морей. К сожалению, параметры хоботковых крючьев метацестод *Microsomacanthus* sp. I близки таковым сразу трёх видов (*M. polystictae*, *M. sobolevi* и *Microsomacanthus* sp.), встреченных у морянок Белого моря. *M. polystictae* описан от сибирской гаги *Polysticta stelleri* (Pall.) западной Чукотки, обнаружен там же у морянок (наши новые данные) и зарегистрирован у обыкновенной гаги Исландии (Skirnisson, 2016). *M. sobolevi* – редкий паразит морянок арктического побережья Азии, встречен у единичных взрослых птиц на Чукотке (Спасский, Юрпалова, 1966; Регель, 2001) и в низовьях Енисея (Толкачёва, 1966). На Белом море отмечаем его впервые у $9.2 \pm 3.6\%$ морянок, как у взрослых птиц летом и осенью, так и у сеголеток поздней осенью. Третий вид будет описан как новый.

Параметры хоботковых крючьев метацестод *Microsomacanthus* sp. II идентичны таковым *M. microsoma*, обычного паразита гаг Белого и Баренцева морей (Кулачкова, 1958; Белопольская, 1952). Однако данное определение требует подтверждения. Во-первых, минимальные показатели длины крючьев метацестод *Microsomacanthus* sp. II и взрослых *M. microsoma* (44–46) перекрываются с максимальной длиной крючьев близкого вида – *M. jaegerskioeldi* (Fuhrmann, 1913) (Galkin et al., 2006), промежуточный хозяин которого пока не известен. Во-вторых, ранее на материале из Охотского моря был успешно проведён эксперимент по заражению анизогаммарида *Eogammarus tiushovi* (Derzhavin), явно неспецифичного хозяина, пакетами яиц *M. microsoma* (Атрашкевич и др., 2008). Однако естественная инвазия метацестодами *M. microsoma* так и не обнаружена ни у анизогаммарид Охотского и Берингова морей, ни у других исследованных видов бокоплавов из районов обитания обыкновенной гаги (Регель, Атрашкевич, 2008; Регель, 2008, 2019). Близкие к *M. microsoma* параметры хоботковых крючьев (48–56) имеет специфичный паразит гаг *M. somateriae* Ryjikov, 1965, а его промежуточным хозяином служит амфибореальный вид, распространенный в прибрежных водах Арктики и северной Пацифики, *Gammarus setosus* (Регель, Атрашкевич, 2008; Регель, 2019). Видовая принадлежность метацестод *M. somateriae* подтверждена экспериментально путём заражения неспецифичного хозяина – тихоокеанской чайки – метацестодами из гаммарусов Чаунской губы Восточно-Сибирского моря, подготовлен материал для молекулярно-генетических исследований и публикации. Наконец, ошибочные регистрации метацестод “*M. microsoma*” (с крючьями хоботка 60–61) у амфипод Восточного Мурмана (Белопольская, 1952; Успенская, 1963) были отнесены позднее к виду *M. diorchis* (Fuhrmann, 1913) (Galkin et al., 2008).

В дальнейшем безусловными подтверждениями (видовой принадлежности) могут служить успешные эксперименты по заражению дефинитивных хозяев метацестодами из баянусов либо эксперименты по заражению промежуточных хозяев (баянусов) яйцами цестод. Применение молекулярно-генетических методов для определения видовой принадлежности метацестод (в нашем случае – из морских промежуточных хозяев) возможно лишь при наличии половозрелых цестод (от морских птиц) либо при наличии соответствующих нуклеотидных последовательностей, депонированных в базе данных ГенБанк NCBI.

Всё это требует дополнительных исследований и продолжения сбора материала из мест находок в Белом, Баренцевом (преимущественно в его юго-восточной акватории – Печорском море) и Охотском морях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме «Таксономическое, морфологическое и экологическое разнообразие гельминтов позвоночных животных Северной Азии» (2017–2021 гг.), № госрегистрации АААА-А17-117012710031-6.

Выражаю искреннюю благодарность П.П. Стрелкову, к.б.н., доценту кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ, за предоставление материала из Баренцева и Белого морей для настоящей работы. В заключение, благодарю уважаемых рецензентов и редакторов за конструктивные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В. 2008. Первые сведения о паразитах охотоморской популяции обыкновенной гаги (*Somateria mollissima* L.). Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения. Материалы IV Всероссийского съезда Паразитологического общества Российской Академии Наук, 25-28 октября 2008, Санкт-Петербург, 1: 35–38. [Atrashkevich G.I., Orlovskaja O.M., Regel K.V. 2008. The first data about the parasites of common eider' (*Somateria mollissima* L.) population of the sea of Okhotsk. Proceedings of the IV Congress of the Russian Society of Parasitologists – Russian Academy of Sciences, held 20-25 October 2008 at the Zoological Institute RAS, St. Petersburg "Parasitology in XXI century – problems, methods, solutions", 1: 35–37. (In Russian)].
- Белопольская М.М. 1952. Паразитофауна морских водоплавающих птиц. Ученые записки Ленинградского государственного университета. Серия биологических наук 28 (141): 127–180. [Belopolskaja M.M. 1952. Parasite fauna of marine waterfowl. Scientific notes of Leningrad State University. A series of biol. Sciences, 28 (141): 127–180. (In Russian)].
- Белопольская М.М. 1953. *Balanus balanoides* L. как промежуточный хозяин некоторых паразитических червей. Доклады Академии Наук СССР, новая серия 91 (2): 437–440. [Belopolskaja M.M. 1953. *Balanus balanoides* as intermediate hosts of some parasitic worms. Doklady Akademii Nauk SSSR novaya seriya, 91 (2): 437–440. (In Russian)].
- Бианки В.В., Бойко Н.С., Нинбург Е.А., Шкляревич Г.А. 1979. Питание обыкновенной гаги Белого моря. В кн.: Экология и морфология гаг. М., Наука, 126–170. [Bianki V.V., Boyko Y.C., Ninburg E.A., Schklyarevich G.A. 1979. Nutrition of the common eider of the White Sea. In: Ecology and morphology of eiders. M., Nauka, 126–170. (In Russian)].

- Гаврило М. В., Стрём Х. 2015. Рацион гаг-гребенушек *Somateria spectabilis*, линяющих в Печорском море. Русский орнитологический журнал, 24, экспресс-выпуск 1114: 795–796. Второе издание. Первая публикация 2005. [Gavrilo M.V., Ström H. 2015. Diet of king eiders *Somateria spectabilis* molting in the Pechora Sea. Russian Ornithological Journal, 24, express issue 1114: 795–796. Second edition. First publication 2005. (In Russian)].
- Галактионов К.В., Куклин В.В., Ишкулов Д.Г., Галкин А.К., Марасаев С.Ф., Марасаева Е.Ф., Прокофьев В.В. 1997. К гельминтофауне птиц побережья и островов Восточного Мурмана (Баренцево море). В кн.: Экология птиц и тюленей в морях Северо-Запада России. Апатиты, 67–153. [Galaktionov K.V., Kuklin V.V., Ishkulov D.G., Galkin A.K., Marasaev S.F., Marasaeva E.F., Prokofiev V.V. 1997. On the helminth fauna of birds on the coast and islands of Eastern Murman (Barents Sea). In: Ecology of Birds and Seals in the Seas of the North-West of Russia. Apatity, 67–153. (In Russian)].
- Галкин А.К. 1997. Переопределение “*Hymenolepis setigera*” от гаг мурманского побережья. Паразитология 31 (3): 223–230. [Galkin A.K. 1997. Reidentification of “*Hymenolepis setigera*” from eider ducks of the Murman coast. Parazitologiya 31 (3): 223–230. (In Russian)].
- Галкин А.К., Галактионов К.В., Марасаев С.Ф. 1999. Находка *Microsomacanthus ductilis* (Cestoda: Hymenolepididae) у гаги Земли Франца-Иосифа. Паразитология 33 (2): 113–117. [Galkin A.K., Galaktionov K.V., Marasaev S.F. 1999. The occurrence of *Microsomacanthus ductilis* (Cestoda: Hymenolepididae) in eider ducks of Franz Joseph Land. Parazitologiya 33 (2): 113–117. (In Russian)].
- Галкин А.К., Регель К.В. 2010. Диагностические признаки *Microsomacanthus microsoma* (Creplin, 1829) – типового вида рода *Microsomacanthus* Lopez-Neyra, 1942 – как основа для ревизии рода. Паразитология 44 (5): 389–405. [Galkin A.K., Regel K.V. 2010. Diagnostic features of *Microsomacanthus microsoma* (Creplin, 1829), type species of the genus *Microsomacanthus* Lopez-Neyra, 1942, as the base for the revision of the genus. Parazitologiya 44 (5): 389–405. (In Russian)].
- Котельников Г.А. 1971. Типология личиночных форм у цестод семейства гименолепидид. Материалы научных конференций Всесоюзного Общества Гельминтологов, 22: 116–126. [Kotelnikov G.A. 1971. Typology of larval forms in cestodes of the hymenolepidid family. Materialy k Nauchnoi Konferencii Vsesoyuznogo Obshchestva Gel'mintologov 22: 116–126. (In Russian)].
- Куклина М.М., Куклин В.В. 2019. Гельминты обыкновенной гаги (*Somateria mollissima*) Восточного Мурмана, их влияние на пищеварительную активность и физиологическое состояние хозяина. Доклады Академии Наук 487 (1): 107–110. [Kuklina M.M., Kuklin V.V. 2019. Helminthes of the common eider (*Somateria mollissima*) on the eastern Murman, its impact on the digestive activity and physiological state. Doklady Akademii Nauk 487 (1): 107–110. (In Russian)]. <https://doi.org/10.31857/S0869-56524871107-110>
- Кулачкова В.Г. 1958. Эколого-фаунистический обзор паразитофауны обыкновенной гаги Кандалакшского залива. Труды Кандалакшского гос. заповедника, вып. 1: 103–160. [Kulachkova V.G. 1958. Ecological and faunistic review of the parasite fauna of the common eider of the Kandalaksha Bay. Trudy Kandalakshskogo gosudarstvennogo zapovednika 1: 103–160. (In Russian)].
- Кулачкова В.Г. 1979. Гельминты как причина смертности обыкновенной гаги в вершине Кандалакшского залива. В кн.: Экология и морфология гаг. М., Наука, 119–125. [Kulachkova V.G. 1979. Helminths as a cause of mortality in the common eider at the top of the Kandalaksha Bay. In: Ecology and morphology of eiders. Moscow, Nauka, 119–125. (In Russian)].
- Максимова А.П. 1976. Новая цестода – *Fimbriarioides tadornae* sp. n. от пеганки *Tadorna tadorna* и ее развитие в промежуточном хозяине. Паразитология 10 (1): 17–24. [Maksimova A.P. 1976. A new cestode, *Fimbriarioides tadornae* sp. n., from *Tadorna tadorna* and its development in the intermediate host. Parazitologiya 10: 17–24. (In Russian)].

- Максимова А.П. 1989. Цестоды – гименолепидиды водных птиц Казахстана. Алма-Ата, Наука, 224 с. [Maksimova A.P. 1989. Cestodes – Hymenolepidids of water birds of Kazakhstan. Alma-Ata, Nauka, 224 pp. (In Russian)].
- Мокиевский В.О., Поповкина А.Б., Поярков Н.Д., Цетлин А.Б., Жадан А.Э., Исаченко А.Ю. 2012. Питание обыкновенной гаги (*Somateria mollissima*), зимующей в проливе Великая Салма (Кандалакшский залив Белого моря). Зоологический журнал 91 (7): 887–896. [Mokievsky V.O., Popovkina A.B., Poyarkov N.D., Tsetlin A.B., Zhadan A.E., Isachenko A.Yu. 2012. Feeding of the Common Eider (*Somateria mollissima*) wintering in the Velikaya Salma Strait (Kandalaksha Bay, White Sea). Zoological journal 91 (7): 887–896. (In Russian)].
- Регель К.В. 2001. Гименолепидиды утиных птиц северо-западной Чукотки (фауна, жизненные циклы, экология). Автореферат дис. ... канд. биол. наук. М., 24 с. [Regel K.V. 2001. Hymenolepidids of the anatid birds of North Eastern Chukotka (fauna, life cycles, ecology). Thesis of Candidate Dissertation. Institute of Parasitology, Russian Academy of Sciences. Moscow, 24 pp. (In Russian)].
- Регель К.В. 2008. К биологии цестод (Hymenolepidata) морских уток и чаек северной части Охотского моря. Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов. Материалы международной конференции, посвящённой 130-летию со дня рождения акад. К.И. Скрыбина, 9–11 декабря, Москва, 309–312. [Regel K.V. 2008. On the biology of cestodes (Hymenolepidata) of marine ducks and gulls of the northern part of the Sea of Okhotsk. Biodiversity and ecology of parasites of terrestrial and water cenoses. The Proceedings of International Symposium dedicated to the 130-th Anniversary of acad. K.I. Skryabin (December 9–11, 2008, Moscow), 309–312. (In Russian)].
- Регель К.В. 2019. К биологии «морских» видов цестод (Cestoda: Cyclophyllidea) – паразитов гаг и других нырковых уток в арктическом бассейне и северной Пацифике. Школа по теоретической и морской паразитологии. VII Всероссийская конференция с международным участием. 9–14 сентября, Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ, тезисы докладов, 54. [Regel K.V. To the biology of “marine” species of cestodes (Cestoda: Cyclophyllidea) – parasites of eiders and other diving ducks in the Arctic Basin and the North Pacific. School of Theoretical and Marine Parasitology. VII All-Russian conference with international participation. September 9–14, Sevastopol: FSC InBSM, abstracts, 54. (In Russian)].
- Регель К.В., Атрашкевич Г.И. 2008. Роль морских амфипод беринговоморского побережья Чукотки в жизненных циклах цестод рода *Microsomacanthus*. Первые итоги исследования. Паразитология 42 (1): 31–40. [Regel K.V., Atrashkevich G.I. 2008. The role of marine amphipods in the life cycles of the cestode genus *Microsomacanthus* at Bering sea coast of Chukchi peninsula. First results of the investigation. Parazitologiya 42 (1): 31–40. (In Russian)].
- Спасская Л.П. 1966. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М.: Наука, 698 с. [Spasskaya L.P. 1966. Cestodes of birds of the USSR, Hymenolepidids. Moscow, Nauka, 697 pp. (In Russian)].
- Спасский А.А., Юрпалова Н.М. 1966. Цестоды рода *Microsomacanthus* (Hymenolepididae) от гусиных птиц Чукотки // Паразиты животных и растений. Вып. 2. Кишинев: Карта Молдовеняскэ, 15–49. [Spassky A.A., Jurpalova N.M. 1966. Cestodes of the genus *Microsomacanthus* (Hymenolepididae) from anserine birds of Chukotka. Parazity Zhivotn. i Rast., Kishinev, Kartya Moldovenyaské, (2): 15–49 (In Russian)].
- Толкачева Л.М. 1966. К цестодофауне гусиных птиц низовья Енисея и Норильских озёр. Тр. ГЕЛАН, 17: 211–239. [Tolkacheva L.M. 1966. The cestode fauna of anserine birds of the lower Yenisei and Noril Lake. Trudy Gel'mint. Lab. AN SSSR, 17: 211–239 (In Russian)].
- Татаринкова И.П., Горлас М.В., Письменная Т.И. 1979. О весеннем питании гаги на Айновых островах. В кн.: Экология и морфология гаг. М., Наука, 171–178. [Tatarinkova I.P., Gorlas M.V., Pismennaya T.I. 1979. About the spring feeding of the eider on the Ainov Islands. In: Ecology and morphology of eiders. M., Nauka, 171–178. (In Russian)].

- Успенская А.В. 1963. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. Москва – Ленинград, 128 с. [Uspenskaya A.V. 1963. Parasite fauna of benthic crustaceans in the Barents Sea. Moscow-Leningrad, 128 pp. (In Russian)].
- Шкляревич Г.А., Фомина О.В. 2012. Особенности формирования паразитофауны гаги обыкновенной (*Somateria mollissima* L.) Белого моря. Труды Карельского научного центра РАН 1: 86–93. [Schklyarevich G.A., Fomina O.V. 2012. Formation patterns of the parasite fauna of common eider (*Somateria mollissima* L.) in the White sea area Proceedings of the Karelian Scientific Center RAS 1: 86–93. (In Russian)].
- Czaplinski B., Vaucher C. 1994. Family Hymenolepididae Ariola, 1899. In: Khalil L.F., Jones A., Bray R.A. (Eds) Keys to the cestode parasites of vertebrates. Wallingford, U.K: CAB International, 595–663.
- Fuhrmann O. 1913. Nordische Vogelcestoden aus dem Museum von Göteborg. Meddelanden fran Göteborgs Musei Zoologiska 1: 1–41.
- Galkin A.K., Regel K.V., Skirnisson K. 2005. Study of *Somateria mollissima* parasite fauna: species of the genus *Microsomacanthus* (Cestoda: Hymenolepididae). Proc. of the 1st Symposium of the Scandinavian-Baltic Society for Parasitology, Vilnius, Lithuania 26-29 May. Bulletin of the Scandinavian-Baltic Society for Parasitology 12–13: 37–38.
- Galkin A.K., Regel K.V., Mariaux J. 2006. Redescription of *Hymenolepis jaegerskioeldi* Fuhrmann, 1913 (Cestoda, Hymenolepididae). Systematic Parasitology 64 (1): 1–11. DOI:10.1007/s11230-005-9020-8
- Galkin A.K., Mariaux J., Regel K.V., Skirnisson K. 2008. Redescription and new data on *Microsomacanthus diorchis* Fuhrmann, 1913 (Cestoda, Hymenolepididae). Systematic Parasitology 70 (2): 119–130. DOI:10.1007/s11230-008-9134-x
- Jarecka L. 1958. Plankton crustaceans in the life cycle of tapeworms occurring at Druzno Lake. Acta Parasitologica Polonica 6: 65–109.
- Jarecka L. 1961. Morphological adaptations of tapeworm eggs and their importance in the life cycles. Acta Parasitologica Polonica 9 (26): 409–426.
- McDonald M.E. 1969. Catalogue of helminth of waterfowl (Anatidae). (Bureau of Sport Fisheries and Wildlife). Special Scientific Report – Wildlife, № 126. Washington, 692 pp.
- Ouspenskaia (Uspenskaja) A.V. 1960. Parasitofaune des crustacés benthiques de la mer de Barents. Annales de Parasitologie Humaine et Comparee 35 (3): 221–242.
- Schiller E.L. 1955. Studies on the Helminth Fauna of Alaska. XXIII. Some Cestode Parasites of eider ducks. Journal Parasitology 41 (1): 79–87.
- Skirnisson K. 2016. Association of helminth infections and food consumption in common eiders *Somateria mollissima* in Iceland. Journal of Sea Research 113: 132–141. DOI:10.1016/j.seares.2015.05.005
- Vasileva G.P., Redón S., Amat F., Nikolov P.N., Sánchez M.I., Lenormand T., Georgiev B.B. 2009. Records of cysticercoids of *Fimbriarioides tadornae* Maksimova, 1976 and *Branchiopodactenia gvozdevi* (Maksimova, 1988) (Cyclophyllidae, Hymenolepididae) from brine shrimps at the Mediterranean coasts of Spain and France, with a key to cestodes from *Artemia* spp. from the Western Mediterranean. Acta Parasitologica 54 (2): 143–150. DOI:10.2478/s11686-009-0025-3
- Williams I.C., Ellis C., Cross A.S. 1981. The Occurrence of the Cysticercoids of *Acanthocirrus retirostris* (Krabbe, 1869) Baer, 1956 (Cyclophyllidae, Dilepididae) and the Metacercariae of *Maritrema gratosum* Nicoll, 1907 (Digenea, Microphallidae) in the Barnacle, *Balanus balanoides* (L.), on the Coast of Yorkshire, England. Zeitschrift für Parasitenkunde 66: 155–162.
- Wiśniewski W.L. 1958. Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake [Parasitofauna of the biocenosis of Druzno lake – part. I]. Acta Parasitologica Polonica 6: 1–64.

SEMIBALANUS BALANOIDES (L.) AND *BALANUS CRENATUS* BRUGUIÈRE
(BALANIDAE) ARE INTERMEDIATE HOSTS OF *FIMBRIARIOIDES INTERMEDIA*
(FUHRMANN, 1913) AND TWO SPECIES OF THE GENUS *MICROSOMACANTHUS*
(CESTODA, HYMENOLEPIDAE), PARASITES OF SEA DUCKS
FROM THE ATLANTIC SECTOR OF THE ARCTIC AND NORTHERN PACIFIC

K. V. Regel

Keywords: metacestode, *Fimbriarioides intermedia*, *Microsomacanthus*, barnacles, Balanidae, *Balanus crenatus*, *Semibalanus balanoides*, sea ducks, *Somateria mollissima*, *S. spectabilis*, *Clangula hyemalis*

SUMMARY

Metacestode infestation of *Semibalanus balanoides* and *Balanus crenatus*, collected in the Barents and White Seas and in the northern part of the Sea of Okhotsk in 2020 and 2021, correspondingly, has been studied. 313 *S. balanoides* from Mogilnaya Bay of Kildin Island (Barents Sea) and isolated mature wrinkled barnacles *B. crenatus*, 2 and 4 specimens from the Pechora Sea and Kandalaksha Bay of the White Sea, respectively, were examined in 2020. Metacestodes *Fimbriarioides intermedia* (Fuhrmann, 1913) (Cyclophyllidea, Hymenolepididae) were found in $1.0 \pm 0.6\%$ of *S. balanoides* in the Barents Sea with an invasion intensity (I I) of 2–5 specimens, and in one of two *B. crenatus* from the Pechora Sea (I I = 15). For the first time in both *B. crenatus* from the Pechora Sea, taken from the valves of the mussel *Mytilus edulis*, metacestodes *Microsomacanthus* sp. I (I I = 13 and 20) with proboscis hooks 38–41 (39.4 ± 0.1) μm long, blades of 9.5–11 (10.7 ± 0.1) μm were obtained. One of four *B. crenatus* from the Kandalaksha Bay was infected with another *Microsomacanthus* sp. II (I I = 19) with proboscis hooks 44.0–49.5 (45.7 ± 0.5) μm long and blades – 14.0–16.0 (14.8 ± 0.07) μm . 362 *S. balanoides* were collected and dissected in Gizhiginskaya Bay of the northern part of the Sea of Okhotsk in 2021, of which $8.0 \pm 1.4\%$ were infected with *F. intermedia* metacestodes (I I = 1–19). Study results of the infestation of *S. balanoides* on the Koni-Pyagin coast of the Sea of Okhotsk (according to the collections of 2006–2007) were supplemented and clarified. Description of metacestodes and the taxonomic affiliation of cysticeroids *Microsomacanthus* spp. are given.

УДК 576.895.775

МОРФОТИПЫ БЛОХ (INSECTA, SIPHONAPTERA)

© 2023 г. С. Г. Медведев*

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

Поступила в редакцию 19.05.2023 г.

После доработки 06.06.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

Проанализированы сочетания признаков строения, которые ранее использовались для обоснования различных классификаций отряда Siphonaptera. Рассмотрены адаптивные и филетические морфотипы, маркирующие сборные или филогенетически близкие группы семейств блох.

Ключевые слова: блохи, Siphonaptera, классификация, морфологические адаптации, адаптивные и филетические морфотипы

DOI: 10.31857/S003118472303002X, **EDN:** FTVWAT

Настоящая статья – первая в серии планируемых публикаций, посвященных морфологическим основам классификаций отряда блох. В частности, будут проанализированы сочетания признаков, которые принимались как ведущие в классификациях таксонов группы семейства – подсемейств, семейств и надсемейств, а также инфраотрядов. В этой части работы особое внимание уделяется сходству двух типов: конвергентному, обусловленному сходным образом паразитизма, и филетическому, основанному на единстве происхождения группы. Если сходство первого типа хорошо выражено даже у блох филогенетически удаленных групп, то второго устанавливается как совокупность особенностей строения различных скелетных образований.

Вероятно, сутью макроэволюции является то, что из всего морфогенетического потенциала предковой группы по каким-то причинам реализуется лишь часть возможных особенностей строения, которые становятся основой для последующей видовой дивергенции и формирования таксономического разнообразия. Таким образом, филетические корреляции маркируют события эволюции, следствием которых является формирование таксонов надвидового или высшего ранга.

Отбор из многих особенностей строения, значимых для обоснования классификации, формулирование признаков таксонов изменяются по мере накопления знаний

о морфологическом разнообразии групп в целом. Общая картина дополняется описаниями новых видов и родов, блохи которых постоянно обнаруживаются на разных континентах. Ранее мной (Медведев, 2002) было выделено четыре периода истории систематики отряда блох. Постлинеевский период (с 1759 по 1897 г.) отличает фрагментарность сведений о блохах, которые в основном касались паразитов европейской фауны грызунов, насекомоядных, летучих мышей, хищных и птиц. Во второй половине XIX века стали известны блохи фауны Южной Америки и других континентов. Начало второго, или классического, периода можно отнести к 1897 г., когда впервые было высказано предположение о возможности переноса возбудителей чумы блохами. Академический интерес к группе отдельных специалистов-систематиков сменяется интенсивными исследованиями ученых, включая медиков, из разных стран мира. С 1898 по 1950 г. отмечаются наиболее высокие темпы описания новых видов. В этот период формируются основные представления о таксономическом разнообразии отряда, основанном на морфологических данных. Первая половина XX века знаменуется публикациями работ Карла Джордана (K. Jordan) и Натаниэля Ротшильда (N.C. Rothschild), которые в отдельности и в соавторстве предложили 983 видовых (49% от числа всех валидных названий видов) и 94 родовых (37%) названий. Ю.Н. Вагнер (J.N. Wagner) с 1893 по 1940 г. самостоятельно и в соавторстве описал 228 таксонов всех рангов. С 1926 г. И.Г. Иофф регулярно описывает новые виды, распространенные на территории стран бывшего СССР. Этим автором в общей сложности было описано 205 видов и различных таксонов блох (из них 131 – самостоятельно, остальные – в соавторстве).

Временную границу между классическим и постклассическими периодами можно отнести к 1948–1950 годам. В 1948 г. К. Джордан (Jordan, 1948) опубликовал свою классификацию отряда блох. На длительный период с небольшими дополнениями она стала наиболее общепринятой. Несколько ранее Джордан (Jordan, 1947) изложил свои принципы подхода к исследованиям систематики блох, в соответствии с которыми их высшие таксоны могут быть выделены не по отдельным признакам, а только на основе их комбинаций, поскольку каждый отдельный признак может встречаться и у представителей других таксонов.

В настоящее время отряд Siphonaptera насчитывает более чем 2000 видов из 240 родов, принадлежащих к почти двум десяткам семейств. Однако и спустя почти три столетия, когда фауна различных континентов изучена более полно, чем ранее, отряд блох представляется исследователям как обособленная группа среди других насекомых с полным превращением. Исходя из внешнего облика отдельных экземпляров, обнаруженных в балтийском эоценовом и олигоценовом янтаре, можно заключить, что в период возникновения современных отрядов млекопитающих блохи имели все

признаки морфологической специализации, и эти признаки, таким образом, остались неизменными с начала кайнозоя.

Стабильность особенностей строения обуславливается сходным гнездово-норовым образом жизни большинства представителей отряда. Общими особенностями имаго всех блох являются неподвижно соединенные голова и переднегрудь, а также подвижно сочлененные друг с другом средний и задний сегменты груди. Блохам присущи полное отсутствие крыльев, наличие уплощенного с боков тела и удлинённых прыгательных задних ног. Взрослым блохам свойственна значительная двигательная активность: они способны совершать прыжки, перемещаться в слоях грунта и подниматься по стенкам пещер.

Многие черты строения указывают на монофилию отряда блох. Это касается сенсорного вооружения антенн и ротового аппарата, строения фрагм, аподем и гребней грудных сегментов, полового аппарата, наличия на брюшке уникального сенсиллиума, или пигидия. Однако еще Хенниг (Hennig, 1981) указывал на трудности установления родства блох с насекомыми из других отрядов и, соответственно, применения критерия «внешней группы» для поляризации состояний признаков. Предполагается, что блохи произошли от бореидоподобных предков, близких к современным представителям рода *Boreus* из отряда мекоптер. Вывод об этом был сделан на основании таких общих черт строения, как отсутствие ложных ног у личинок и наличие акантов (заостренных выростов) на внутренней поверхности стенки преджелудка имаго. Однако прочие особенности строения блох и мекоптер значительно различаются. В связи с этим процедура поляризации гомологичных состояний признаков строится на данных о характере их распределения по всем семействам блох и априорных допущениях.

Еще в середине прошлого века известный британский энтомолог К. Джордан сравнивал создание классификации блох с восстановлением разборной картинки-загадки (puzzle), у которой утрачены многие составляющие ее части (Jordan, 1948). Значительная часть представителей отряда, включая тех, которые сформировались на ранних этапах эволюции блох, остается неизвестной. Так, в настоящее время отряд Siphonaptera представлен, с одной стороны, крупными по объему и таксономическому разнообразию голарктическими семействами блох, а с другой стороны, небольшими по объему таксонами, которые, вероятно, являются фрагментами более обширной в прошлом фауны Южного полушария. Исчезновение трансантарктического моста между Южной Америкой и Австралией, а также оледенение Антарктиды привели к вымиранию значительной части фауны отряда. Таким образом, рецентная фауна южных континентов представлена относительно небольшим подсемействами и семействами. Это, например, семейства Malacopsyllidae и Rhopalopsyllidae, а также подсемейство Craneopsyllinae из семейства Stephanocircidae – в Южной Америке,

семейства Xiphiopsyllidae и Chimaeropsyllidae – в Африке, семейства Macropsyllidae и Lycopsyllidae, а также подсемейство Stephanocircinae (Stephanocircidae) – в Австралии. Освобождение же от воздействия ледников обширных территорий Евразии и Северной Америки привело к видовой дивергенцией в Северном полушарии семейств Ceratophyllidae, Leptopsyllidae и Ischnopsyllidae, а также ряда подсемейств семейства Hystrihopsyllidae. Современная фауна блох Палеарктики по объему в несколько раз больше фаун любой из других областей.

Особенности строения, которые сформировались на ранних этапах эволюции блох и которыми можно было бы охарактеризовать морфологические особенности представителей отряда в базальной части филогенетического древа, остаются в целом неизвестными. Таким образом, отсутствие сведений о многих таксонах отряда затрудняет реконструкцию рядов гомологической изменчивости большинства структур. Можно лишь предполагать, что в Южном полушарии элементы древней фауны отряда Siphonaptera представлены наиболее полно (Медведев, 2009). Так, статистический анализ показал, что разнообразные головные ктенидии свойственны именно блохам Афротропической, Неотропической и Австралийской областей (Медведев, 2001, 2005).

При наличии единого общего плана строения отмечается значительное разнообразие модификаций скелетных структур, многие сходные состояния которых, или гомоплазии, возникают параллельно в филогенетически удаленных семействах. Гомоплазии существенно затрудняют разработку классификации на основе строгих синапоморфий. За последние 100 лет было предложено всего несколько классификаций отряда, среди них следует указать системы Вагнера (Wagner, 1939), Джордана (Jordan, 1947) и Смита (Smit, 1982), а также Медведева (1994, 1998). В настоящее время имеются существенные разногласия во взглядах на классификацию и филогению отряда блох, основанных на морфологических и молекулярно-генетических данных.

Филогения отряда блох была построенная по четырем генам (18S rDNA, 28S rDNA, фактор элонгации белкового синтеза *EF-1α* и COII), которые были изучены у 128 видов 83 родов блох из 16 семейств (Whiting et al., 2008). Результаты этого молекулярно-генетического анализа подтверждали ранее установленные надсемейства блох кроме инфраотряда Pulicomorpha. Результаты более позднего анализа, проведенного позднее (Zhu et al., 2015), находятся во многом в противоречии с классификациями, построенными на основе морфологических признаков. Деревья филогенетических отношений, построенные методами максимальной экономии (maximum parsimony) и максимального правдоподобия (maximum likelihood), имели сходную топологию. Концевые ветвления этих древ, которые объединяли группы с ярко выраженными морфологическими особенностями, были хорошо обоснованы. Однако поддержки ветвлений (индекс Бремера и бутстрап), близких к базальной части, были низкими или

отсутствовали. Таким образом, в результате применения молекулярно-генетических методов целостность тех таксонов, в пользу монофилии которых и ранее имелись убедительные морфологические свидетельства, была подтверждена. В то же время проблемы филогенетических отношений крупных семейств и надсемейств отряда Siphonaptera остались нерешенными.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В настоящее время мировая фауна отряда насчитывает около 2162 видов и 800 подвигов блох, которые относятся к 241 родам и 97 под родам из 19 семейств (по данным ИАС PARHOST1 по мировой фауне блох Зоологического института РАН). Ранее мной были осуществлены специальные сравнительно-анатомические исследования 190 структур, а также пропорций тела у 325 видов блох, относящихся к 276 родам и под родам. Данный материал охватывает 96% всех таксонов родового ранга отряда. В частности, были изучены особенности строения головы (Медведев, 1982, 1983, 1988, 1989), груди (Медведев, 1990, 1991a, 1991b) и брюшка (Медведев, 1992, 1993a, 1993b). Проведенное морфологическое исследование блох имело следующие задачи. Во-первых, глубже изучить строение различных органов и структур; во-вторых, привлечь дополнительные признаки для обоснования классификации семейств; в-третьих, установить возможные направления эволюционных изменений структур. Исследования проводились методами световой и растровой электронной микроскопии. Было отснято в общей сложности около 8000 микрофотографий различных структур тела, что позволило оценить признаки структур, имеющих сложную трехмерную конфигурацию и небольшие размеры.

Результаты анализа вариабельности 190 структур блох были сведены в таблицу Excel, которая в настоящее время представлена 169791 записью. Из этого многообразия на первом этапе были сформулированы 50 признаков и 204 состояний строения головы, груди и брюшка. На этой основе отряд был разделен на пуликоидный, пигиопсиллоидный, хистрихопсиллоидный и цератофиллоидный комплексы семейств (Медведев, 1994), которым позднее был придан статус инфраотрядов (Медведев, 1998). Таким образом, согласно этой классификации отряд Siphonaptera подразделяется на пуликоморфных блох (инфраотряд Pulicomorpha) и непуликоморфных блох (три инфраотряда: Hystrichopsyllomorpha, Pygiopsyllomorpha и Ceratophyllomorpha).

Для более глубокой оценки взаимосвязи состояний различных признаков и их распределения по таксонам блох на следующем этапе были сформулированы 114 признаков с 446 состояниями. Из них 32 признака со 135 состояниями описывают строение 14 скелетных образований и хетома головы (Медведев, 2015a), 60 признаков и 309 состояний – 37 скелетных структур груди (Медведев, 2015b, 2016a). Для 25 структур брюшка было предложено 28 признаков со 108 состояниями (Медведев, 2016b).

С целью анализа признаков, которые применялись авторами других классификаций отряда блох, была создана еще одна таблица Excel. Для этого были использованы характеристики подсемейств, семейств и надсемейств, приведенные в фундаментальных сводках «Каталог Ротшильдовской коллекции блох» (Hopkins, Rothschild, 1953, 1956, 1962, 1966, 1971; Mardon, 1981; Traub et al., 1983), а также в статье Смита (Smit, 1982).

Особенности морфологических адаптаций блох

Отряд Блохи (Siphonaptera) объединяет вторично бескрылых облигатно-кровососущих насекомых с полным превращением. Имаго блох – высоко специализированные эктопаразиты млекопитающих (94% видов) и в меньшей степени птиц (6%). Большинство представителей отряда ведут гнездово-норный образ жизни, находясь на теле теплокровного хозяина периодически или постоянно. Среди хозяев блох, в частности, представлены виды млекопитающих, которые 1) имеют гнездовые и выводковые убежища (большая часть грызунов и некоторые из зайцеобразных); 2) не имеют гнездовых и выводковых убежищ (землеройки); 3) характеризуются особо подвижным образом жизни (летучие мыши, копытные и хищные); 4) ведут экологически изолированный (например, подземный) образ жизни; а также 5) птицы (Медведев, 2017).

Как известно, среди блох представлены прикрепляющиеся к телу хозяина «стационарные» и «полустационарные» паразиты, постоянно находящиеся на теле прокормителя «блохи шерсти» и периодически нападающие на хозяина для кровососания «блохи гнезда». Преобладают виды, занимающие промежуточное положение между типичными «блохами гнезда» и «блохами шерсти» (Вашенко, 1988).

Географическое распространение обуславливается не только адаптациями блох к обитанию на теле теплокровного хозяина, но и к микробиотопическим условиям его гнезда. Следует отметить, что в подстилке гнезда происходит и развитие преиминальных фаз блох. Вследствие этого на распространение блох оказывают большое влияние температура и влажность. Эти показатели определяют биотопическую приуроченность многих таксонов блох, а также их отсутствие на видах хозяев, обитающих в переувлажненных биотопах или ведущих водный образ жизни. Это обуславливает возникновение сложных паразито-хозяинных отношений и коэволюции блох и хозяев, причем для блох большинства таксонов характерен широкий круг прокормителей.

С помощью специально написанных аналитических программ обнаружено, что в пределах 10 наиболее крупных семейств отряда (Pulicidae, Tungidae, Rhopalopsyllidae, Pygiopsyllidae, Stivaliidae, Hystrihopsyllidae, Stephanocircidae, Ceratophyllidae и Leptopsyllidae) от 39 до 46% всех видов являются эвриксенными, т. е. они отмечаются на хозяевах, принадлежащих к различным отрядам. Поликсенные виды, паразитирующие на хозяевах различных семейств, принадлежащих к одному отряду, в каждом из этих семейств они составляют значительно меньшее число – от 2 до 15%. Мезоксенные виды (вид блохи обнаружен на нескольких родах хозяев из одного семейства) составляют от 11 до 25%, собственно олигоксенные виды (вид блохи паразитирует на нескольких видах хозяев из одного рода) – от 3 до 9% (Медведев, 2005).

Блохам присуща высокая специализация черт строения, что резко отличает их от сближаемых с ними скорпионниц и двукрылых. Приспособления предков блох должны были, во-первых, обеспечивать удержание насекомого на прокормителе во время

кровососания, а во-вторых, позволять ему быстро перемещаться по хозяину и уходить с него, в третьих, способствовать пребыванию паразита вне хозяина в подстилке гнезда, ходах нор и вне их, например, на тропках маршрутов хозяев. В связи с этим в облике современных блох следует выделить наиболее важные особенности строения.

1) Голова и ее придатки – антенны и ротовой аппарат, а также переднегрудь с передней парой ног объединены у блох в одно образование, т.е. фронтальный комплекс структур (Медведев, 2003). Задача этого комплекса скелетных образований состоит в том, чтобы раздвигать волосы шерстного покрова или частицы субстрата гнезда хозяина, тем самым обеспечивая возможность быстрого движения вперед. Дорсальные межсегментные мышцы, идущие от мезофрагмы к пронотуму и затылку, отклоняют фронтальный комплекс влево или вправо. Ниже клиновидной головы располагаются сомкнутые передними краями максиллярные пластинки и щитовидные передние коксы. При движении блохам присуща интенсивная работа максиллярных щупиков, постоянно осуществляющих движения, близкие к круговым. Антенны же блох находятся в состоянии покоя, располагаясь внутри усиковых ямок. Своеобразие условий обитания обусловило и трансформацию первого членика максиллярных пальцев в своеобразную пластинку. Ее наличие является характерной особенностью ротового аппарата блох наряду с колюще-сосущим ротовым аппаратом.

2) Передняя пара ног выполняет только шагательные функции. Передние коксы сочленяются с грудью подвижно так, что лапки могут описывать дугу, захватывая коготками неровности субстрата. У коготков блох имеются дополнительные более короткие вентральные лопасти, едва намеченные, например, у таких скорпионид как ледничники рода *Boreus*. В результате работы передних ног тело блохи подтягивается кпереди. Подвижность передних ног обусловлена одномышечковым суставом. Снодграсс (Snodgrass, 1946) обратил внимание на то, что, в отличие от других насекомых, у блох отросток мышечка находится на стенке коксы, а соответствующая ему сочленованная ямка – на плевростерне.

3) Средняя и, в особенности, задняя пара ног выполняют не только шаг, но и сильный направленный кзади толчок, благодаря которому блохи могут перемещаться сквозь волосы хозяев и быстро зарываться в них головой книзу, принимая почти вертикальное положение в момент тревоги.

4) Прыжок блох происходит благодаря удару трохантера (вертлуга) задних ног о субстрат (Rothschild, Schlein, 1975). Движение трохантера обеспечивается длинными дорсовентральными мышцами, расположенными в вытянутых вверх среднем и заднем сегменте груди. Кроме того, в прыжке задействованы мышцы самих ног. Их пучки расположены в широких трапециевидных коксах задней и средней пар ног. У предков блох рудименты аксиллярного склерита крылового сочленения стали частью прыгательного аппарата, что является уникальным признаком для вторично-бескрылых насекомых.

5) Наружная поверхности головы, груди и брюшка вооружена хетомом из щетинок различной длины и толщины. Основу хетома блох составляют крупные щетинки, которые в 3–5 раз длиннее прочих волосков, имеющихся на поверхности сегментов. Щетинки прилегают к телу или располагаются под небольшим углом к нему, отводя волосы хозяев. Развитый хетом представлен рядами, группами или отдельными щетинками. Щетинки имеются на поверхности всех нотумов груди, а также на мезо- и метаплеврах блох. При этом любые щетинки и волоски всегда отсутствуют на вентральных (стернальных) стенках грудных сегментов, а также на проплевростерне.

6) Грудь блох, состоящая из полностью обособленных и подвижно сочлененных друг с другом трех сегментов, имеет развитую продольную дорсальную и вентральную мускулатуру. Дорсальные продольные и дорсо-вентральные мышцы утратили свои функции в качестве крыловых мышц непрямого действия и стали обеспечивать движение блох в шерсти хозяина и их прыжок. Прочие же сегменты груди и брюшка у блох соединены более подвижно, они полностью открыты с задней стороны, благодаря чему могут вдвигаться внутрь друг друга. Подвижность основных функциональных отделов у блох возрастает вследствие наличия у них других уникальных образований в виде подвижных склеритов: 1) грудных соединительных пластинок между передне- и среднегрудью, средне- и заднегрудью, заднегрудью и брюшком, 2) сочленовных пластинок средней и задней пары ног. Последние, как нами было установлено, гомологичным крыловидным выростам аподем средне- и заднегруды мекоптер.

7) Задние края сегментов вытянуты в характерные для блох воротнички. Воротнички защищают от повреждений сочленения головы, нотумов груди, тергитов и стернитов, члеников антенн и максиллярных щупиков. Важно отметить, что как на наружной, так и на внутренней поверхности воротничков щетинки всегда отсутствуют.

8) Одним из органов, возникших в связи с гнездово-норовым образом жизни блох, являются гребни из плоских зубцов, или ктенидии. Зубцы ктенидиев, в отличие от щетинок, не имеют подвижного сочленения с телом. Ктенидии могут иметься на голове, заднем крае нотума передне- и заднегруды, а также на 1-м, 3-м и некоторых других тергитах брюшка.

Можно предположить, что массивные зубцы ктенидиев сформировались из щетинок, которые имелись у предков блох на задних стенках сегментов груди и брюшка. Однако в дальнейшем задние стенки сегментов блох редуцировались, а их щетинки сместились на стык наружной и внутренней поверхностей воротничков. Здесь щетинки утратили подвижность и вследствие этого сильно склеротизовались, сформировав гребни из массивных зубцов.

Ктенидии на голове также могли возникнуть из щетинок, располагавшихся на нижней части головы и на внутренней стенке усиковых ямок. Можно предположить, что свободноживущие предки блох имели подвижную головную капсулу с округлыми

нижними краями и без глубоких усиковых ямок. Угловатые нижний край головной капсулы и передний край усиковой ямки блох являлись теми участками, где подвижные щетинки могли модифицироваться в неподвижные и массивные зубцы.

9) На 10-м сегменте брюшка расположен уникальный сенсорный орган, или пигидий (сенсиллиум). Пигидий блох может быть отнесен к типичным аутапорфиям, маркирующим отряд блох в целом. Пигидий – обособленный щиток в форме яйца – снабжен большим количеством нитевидных рецепторов – трихоботриев, улавливающих колебания воздуха, а также хордотональными сенсиллами и несколькими мышцами.

10) Общей особенностью эволюции блох является тенденция к уменьшению размеров тела. Длина тела этих эктопаразитов в среднем составляет 4–5 мм и даже у небольшого числа видов блох, имеющих наиболее крупные размеры, тело редко превышает 1 см (самка полустационарного паразита *Dorcadia dorcadia* (Rothschild, 1912) при созревании яиц достигает 16 мм в длину.

Таким образом, гнездово-норовой образ жизни блох обусловил их небольшие размеры, уплощенное с боков тело, полную редукцию крыльев и сложных глаз, подвижное сочленение среднего и заднего сегментов груди, а также наличие развитых межсегментных и дорсо-вентральных мышц, прыгательных ног, защитных воротничков и ктенидиев на задних краях сегментов груди и брюшка. Эти признаки могли сформироваться еще у предков блох, нападавших на древних млекопитающих в условиях стесненного пространства микробиотопов. Можно заключить, что единый птероторакс, имеющийся у всех других насекомых с полным превращением, у блох изначально сформирован не был. Это послужило преадаптацией к нападению на прокормителя с поверхности земли. Смит (Smit, 1972) предположил, что предки блох были падальщиками (scavengers), обитавшими в норах хозяев, где они утратили крылья в процессе перехода к паразитизму. На наш же взгляд, предки насекомых, которые перешли к кровососанию, но и в тоже время к обитанию на прокормителе, не могли быть крылатыми. Если бы это было так, то сформировалась бы еще одна группа летающих кровососов, таких как комары, мокрецы или мошки, т.е. насекомых, не связанных с прокормителями близкими пространственными отношениями. Скорее всего, предки блох уже были бескрылыми и, таким образом, места их обитания было ограничено относительно небольшими постоянными участками. Можно предположить, что предки блох были близки к современным паразитам землеройковых. Обитание современных землероек также ограничивается охотничьим участком в несколько десятков квадратных метров. Уже бескрылые предки блох, как и блохи рода *Palaeopsylla*, могли подстергать, своих прокормителей на постоянных маршрутах их перемещений. Наличие же выводковых нор у млекопитающих с их относительно стабильным микроклиматом способствовало формированию еще более устойчивой связи бескрылых блох с теплокровными хозяевами-прокормителями. Гнездово-норовый образ жизни способствовал распространению блох в различных ландшафтных зонах, включая бореальные.

Следует отметить, что адаптации к обитанию в микростациях и периодическому питанию на позвоночных теплокровных хозяевах могли возникнуть независимо у представителей различных отрядов насекомых. Поэтому были обнаружены ископаемые формы со сходными с блохами чертами строения, но принадлежащие к другим группам насекомых. Непосредственные предки блох, предположительно в начале Кайнозоя, должны уже обладать, во-первых, структурами для того, чтобы удерживаться на прокормителе (например, хватательными коготками на лапках и протоктенидиями), а во-вторых, особенностями строения, которые позволяли бы им быстро избегать попыток хозяина раздавить паразита. Кроме прыгательно-толкательных средних и задних ног, паразит должен иметь уплощенное с боков тело, развитые хетом и ктенидии.

Проблемы разработки классификации отряда блох, основанного на признаках морфологии

Классификации отряда до середины 20 века основывались на отдельно взятых признаках, которым придавался произвольный таксономический вес. На первом этапе во второй половине 19 и начале 20 века исследователи обращали внимание на блох с сильно модифицированной головной капсулой. Дорсальная стенка головы такого типа разделена глубокой межусовой бороздкой. Таким образом, головная капсула внешне делится на хорошо обособленные переднюю и заднюю части и при этом эта капсула так сильно уплощена с боков, что усиковые ямки срастаются внутренними стенками. В одной из первых классификаций отряд предлагалось разделить на подотряды «цельноголовых» (*Integricipata*) и «раздельноголовых» (*Fracticipata*) блох (Kolenati, 1863).

Ю. Вагнер также объединил «раздельноголовых» блох объединял в отдельную группу. Кроме того, в своей классификации 1939 г. Ю. Вагнер использовал признаки большого числа структур: глаз, ветвей тенториума, гениталий, ктенидиев, зубчиков, рядов щетинок и т.д. В целом, признаки, указываемые Ю. Вагнером, имели количественный характер (имеются или отсутствуют те или иные структуры, их количество). Ю. Вагнер установил, что семейства блох можно подразделить на три основные группы по наличию или отсутствию у их представителей сквамума (короткого отростка в верхнем углу метэпистерна) и степени развития межусовой бороздки. К первой группе, согласно его представлениям, принадлежат «*Pulex*- или *Xenopsylla*-образные» блохи, тело которых в среднем короткое и обычно более или менее округленное. В описаниях семейств этой группы Ю. Вагнер отмечал отсутствие у их представителей наружного межусового желобка и наличие лицевого зубчика с направленной вверх вершиной.

У блох второй и третьей групп семейств сквамум имеется, тело более вытянутое и сжатое с боков. Из этих двух групп первая включала «*Ctenopsyllus*, или

Leptopsylla-образных» блох с головой, разделенной на две части межусиковой бороздкой (*caput fractum*). К ней принадлежат семейство Ctenopsyllidae (включает современную трибу Leptopsyllini, подсемейства Hystrichopsyllinae, Stenoponiinae, Dinopsyllinae, Hypsophthalminae, Doratopsyllinae, род *Palaeopsylla*), семейства Stephanocircidae и Ischnopsyllidae. Вторая группа семейств была образована из «*Ceratophyllus*-образных» блох с цельной головой (*caput integrum* и *caput semifractum*). Последняя группа включала только одно сем. Ceratophyllidae, состав которого существенно отличался от таксономического состава, принимаемого в настоящее время. В частности, ранее в него входили современные трибы Mesopsyllini и Caenopsyllini из сем. Leptopsyllidae; подсемейства Neopsyllinae, Ctenophthalminae, Listropsyllinae (Hystrichopsyllidae), Paradoxopsyllinae (Leptopsyllidae), а также семейства Ceratophyllinae, Pygiopsyllinae и Xiphiopsyllinae.

По мере изучения фауны различных регионов мира исследователи формировали во многом «интуитивный» образ триб, подсемейств, семейств и надсемейств, подбирая комплексы признаков для этих таксонов блох. Джордан (Jordan, 1947) изложил свои принципы подхода к систематике блох, в соответствии с которыми их высшие таксоны могут быть выделены не по отдельным признакам, а только на основе их комбинаций, поскольку каждый отдельный признак может встречаться и у представителей других таксонов.

Иофф (1949) отмечал необходимость отказа от «преувеличенного значения» сильного развития межусиковой бороздки. Он объединяет «раздельноголовых» («*caput fractum*») блох подсем Leptopsyllinae с «цельноголовыми» блохами из подсемейств Mesopsyllinae и Paradoxopsyllinae в одно сем. Ceratophyllidae. Другие авторы также свои же классификации основывали на комбинации признаков, включая признаки внутреннего строения блох и такие, как сочленения гипотендона (внутреннего тяжа, расположенного ниже эдеагуса самцов) с 9-м стернитом брюшка или с вентральной стенкой эдеагуса (Holland, 1949; Traub, 1950). В результате триба Leptopsyllini была сближена с сем Ceratophyllidae. Таким образом, признак «цельности» или «раздельности» головы, как явная гомоплазия, был отвергнут. Однако термины «фрактиципатная» и «интегриципатная» голова присутствуют в определительной таблице семейств, предложенной в середине прошлого века (Hopkins, Rothschild, 1956).

Джордан (Jordan, 1948) подразделил отряд блох на два надсемейства неравного объема, 16 семейств и 32 подсемейства. К основным признакам надсем Pulicoidea относятся отсутствие зубчиков на метанотуме и тергитах брюшка, наличие одного ряда щетинок на 2–7-м тергитах, отсутствие внутреннего гребня на наружной стенке коксы средней пары ног и псевдосет под воротничком метанотума, сильное развитие верху метэпимера, верхний край которого почти достигает дорсальной стенки брюшка. Каждый из этих признаков по отдельности может встречаться и за пределами данного надсемейства, однако в целом они образуют уникальную комбинацию.

В дальнейшем Джонсон (Johnson, 1957) выделила третье надсем *Rhopalopsylloidea*, название которого позже было изменено на *Malacopsylloidea* (Hopkins, 1958). На совершенствование классификации К. Джордана оказало в дальнейшем влияние исследование сочленения гипотендона с 9-м стернитом или эдеагусом (Holland, 1949; Traub, 1950). В результате этого триба *Leptopsyllini* была сближена с сем *Ceratophyllidae*. Авторы, работающие в этот период, вполне удовлетворяли классификация, предложенная К. Джордана, а также филогенетическое древо, которое было представлено во II томе «Каталога Ротшильдской коллекции блох в Британском музее» (Hopkins, Rothschild, 1953) и позднее воспроизведено в историческом обзоре изучения блох Холланда (Holland, 1964).

Согласно классификации Смита (Smit, 1982), отряд *Siphonaptera* делится на пять надсемейств. В основу этой классификации были положены признаки 31 структуры. Новым в этой классификации является разделение семейства *Hystrichopsyllidae* на два отдельных семейства: *Stenophthalmidae* и собственно *Hystrichopsyllidae*. Последнее было объединено с сем. *Macropsyllidae*, вероятно, на основании наличия у представителей этих двух семейств двух семяприемников. По этому же признаку и по отсутствию зубчиков на метанотуме сем. *Coptopsyllidae* было включено в надсем. *Hystrichopsylloidea*.

Признаки, касающиеся особенностей хетотаксии, степени редукции стенок глазного бокала и передних ветвей тенториума, положения и количества зубцов ктенидиев, формы лба, также используются для характеристики отдельных таксонов. Кроме того, отличительным признаком блох сем. *Coptopsyllidae* является «клипеус», т.е. впячивание, образованное лицевой стенкой, а блох сем. *Rhopalopsyllidae* – «глубокая складка», которая на самом деле представляет собой сильно развитый лицевой зубчик. Блохам семейств *Stephanocirricidae* и *Macropsyllidae* свойственны поперечные склеротизованные валики на внутренней поверхности теменной стенки.

Согласно данным Хопкинс и Ротшильд (Hopkins, Rothschild, 1953), для представителей сем. *Hystrichopsyllidae* s. l. общим является ряд особенностей хетома груди и генитальных сегментов брюшка. При этом ни один из признаков нельзя отнести к синапоморфиям и по отдельности отмечается и за пределами семейства. Так, у блох сем. *Hystrichopsyllidae* 1) зубчики на метанотуме заднегруди отсутствуют, 2) 9-й стернит брюшка без аподемы, 3) пигидий самок более или менее выпуклый, 4) передние ветви тентория выражены и 5) на вершине анальных церок имеется одна длинная и две короткие утолщенные щетинки (кроме блох рода *Stenoponia*). Иофф и др. (1965), перечисляя эти же признаки, указывали, что выпуклость пигидия выражена слабо у блох родов *Nearctopsylla*, *Palaeopsylla* и *Wagnerina*, а внутренняя поверхность их задней коксы иногда бывает снабжена группой шипиков. Кроме того, указывалось, что у блох ряда родов семейства может быть два семяприемника.

Молекулярно-генетические данные, полученные по отдельным генам и рассчитанные в форме консенсусного древа, указывают, что сем. *Hystrichopsyllidae* не является монофилетичным. Однако морфологические признаки, использованные мной (Медведев, 2009), свидетельствуют в пользу филогенетической целостности сем. *Hystrichopsyllidae*. Например, подсем. *Anomiopsyllinae* имеет синапоморфные состояния строения метафрагмы, метастернита и аподемы мезостернита. По ряду признаков это подсемейство наиболее близко к подсемействам *Neopsyllinae* и *Rhadinopsyllinae*. Подсемейства *Neopsyllinae*, *Rhadinopsyllinae* и *Stenoponiinae* имеют неутолщенный метастернит, а первых два подсемейства объединяют сходство строения сочленения подвижного отростка с половой клешней, характер модификации метафрагмы, наличие склеротизованного центрального склерита. Гомологичные модификации метафрагмы представлены и у блох подсем. *Stenoponiinae*. К этой же группе примыкают подсем. *Hystrichopsyllinae* представители которого также имеют неутолщенную аподему метастернита, и подсем. *Listropsyllinae*, зубчик-склерит которого является специализированной модификацией зубчика-складки. Общей особенностью блох подсемейств *Hystrichopsyllinae* и *Listropsyllinae* является наличие седла метастернита с высокими остроконечными отростками и высоким гребнем. Сближение данных таксонов согласуется с данными молекулярно-генетического анализа. Подсемейства *Doratopsyllinae* и *Stenophthaminae* (трибы *Stenophthalmini* и *Carteretini*) объединяет способ прикрепления вершины мезоплеврального тяжа к специальному гребню у верхнего края плевры. Согласно молекулярно-генетическим данным, к этим двум подсемействам близка триба *Neotyphloceratini*, блохи которой не имеют гребня на мезоплевре. Сходство строения седла метастернита (наличие высоких дорсальных отростков с округлой вершиной и высокого медиального гребня) и соотношение длин лопастей вилки эдеагуса позволяют сближать подсемейства *Stenophthaminae* и *Dinopsyllinae*.

Опыт комплексного анализа признаков

На основе отдельных признаков и их уникальных комбинаций был предложен ряд классификаций отряда блох, каждая из которых имеет свои особенности и отличия от других. В связи с этим актуальным является оценка признаков с разных точек зрения: морфофункциональной, адаптивной и филетической. Согласно критериям каждой из них могут быть выделены различные морфотипы имаго.

Морфофункциональные комплексы

На основе критерия функционального единства было предложено объединить 92 структуры в 15 основных морфофункциональных комплексов головы, груди и брюшка, согласно расположению мышц различных органов и мест их прикрепления к стенкам склеритов тела (Медведев, 2008; см. табл. 1). Так, головная капсула подразделяется на три комплекса (клипеофронтотемной, окципитальный и генальный), грудь – на пять (переднегрудной, нототоракальный, стерноторакальный, плевростернальный и терготрохантеральный), брюшко – на четыре (группа не модифицированных сегментов, группа модифицированных (половых) сегментов, собственно половой

аппарат и терминальные образования брюшка), эдеагус – на три (структуры каркаса эдеагуса, склериты стенок внутреннего протока эдеагуса и терминальные, якорные, структуры эдеагуса, служащие для его закоривания в половых путях самки).

Для выявления наиболее консервативных и переменных скелетных образований блох было проанализировано распределение 114 признаков строения по морфофункциональным комплексам (Медведев, 2018). Наибольшее разнообразие строения характерно для структур фронтального и нототрохантерального морфофункциональных комплексов. Если первый обеспечивает перемещение сквозь волосяной покров хозяина, то второй – прыжок блох (Медведев, 2017). Анализ показал, что 40% от всех выделенных признаков (40) и их состояний (163) характеризуют разнообразие структур головы и переднегруди. Структуры же нототрохантерального комплекса средне- и заднегруди характеризуют 18 признаков и 83 их состояния.

Количество признаков и их состояний, которые характеризуют другие морфофункциональные комплексы, приведено в табл. 1.

Таблица 1. Разнообразие признаков строения морфофункциональных комплексов блох
Table 1. Variety of features in the structure of morphological and functional flea complexes

№	Морфофункциональный комплекс	Колич. признаков	Колич. состояний
1	Клипеофронтальный	16	62
2	Генальный	11	55
3	Окципитальный	4	13
4	Переднегрудной	7	28
5	Пропорций головы	2	5
6	Грудных соединительных пластинок	7	24
7	Нототоракальный	7	30
8	Нототрохантеральный	18	83
9	Пропорций груди	1	2
10	Стерноторакальный	9	36
11	Абдоминальный	2	9
12	Терминальных сегментов брюшка	1	3
13	Полового аппарата самок	3	12
14	Полового аппарата самцов	16	63
15	Модифицированных сегментов брюшка	6	21
	Всего	110	446

Адаптивные морфотипы

Особенности строения блох, обусловленные адаптациями, можно объединить в следующие четыре морфотипа: пуликоидный, ишнопсиллоидный, палеопсиллоидный и генерализованный (Медведев, 2017). Критериями для их выделения служат различные особенности строения головы и груди, т. к. наибольшее адаптивное значение и разнообразие строения имеют структуры фронтального и нототрохантерального морфофункциональных комплексов.

Ишнопсиллоидный тип сформировался у «блох шерсти», имаго которых после выплода нападают на прокормителя и уже не сходят с него в течение всей жизни. Типичными примером этой экологической группы являются паразиты рукокрылых – блохи сем. *Ischnopsyllidae*. Им присуща узкая клиновидная голова, стенка покато-го лба валикообразно расширена. Плевральный узел в заднегруди, задействованный в механизме прыжка блох, редуцирован, что указывает на слабую прыгательную способность блох этой группы. Удлиненные средний и задний сегменты груди, а также ноги – явные адаптации к быстрому и маневренному перемещению в шерсти летучих мышей.

Сходные черты строения головы и отчасти груди имеют американо-австралийские шлемоносные блохи сем. *Stephanocircidae* и виды небольшого австралийского сем. *Macropsyllidae*. Шлемоносные блохи являются паразитами сумчатых, а также южноамериканских хомяковых, обитающих в высокогорьях Анд. Можно предположить, что блохи данных семейств также являются «блохами шерсти». Адаптации такого типа сформировались в условиях обитания на хозяевах, не имеющих постоянного убежища с ограниченной гнездовой камерой. Контакт паразита с прокормителем в таких условиях может быть легко утрачен, вследствие чего возникает необходимость постоянного нахождения на хозяине.

Палеопсиллоидный тип также характеризуется узкой, но не вытянутой вперед клиновидной головой с высоковыпуклой лицевой стенкой. Верхняя часть передней части головы узкоокруглая, нижняя – килевидная. Голова такого типа присуща представителям рода *Palaeopsylla*, ряд видов которых известен из балтийского янтаря. Такой тип головы представлен довольно широко как в самом сем. *Hystrihopsyllidae*, к которому относится данный род, так и в семействах *Leptopsyllidae* и *Stivaliidae*. Голове этого типа присущи щечные ктенидии или утолщенные шиповидные префронтальные щетинки.

Блохи рода *Palaeopsylla*, вероятно, являются «блохами шерсти», однако они отмечены и в гнезде. Их приспособления, возможно, связаны с адаптацией к паразитированию на насекомоядных, которые, с одной стороны, не имеют выраженных постоянных убежищ, с другой, обитают в микробиотопах, в пределах которых они перемещаются по постоянным маршрутам. Блохи, паразитирующие на таких животных, должны в поисках прокормителя сами перемещаться среди частиц почвы. Голову

«палеопсилльного» типа имеет и ряд родов африканского сем. *Chimaeropsyllidae*, блохи которого паразитируют на прыгунчиковых. Последние так же, как и насекомоядные, не имеют своего постоянного гнезда.

Большинству блох присущ генерализованный морфотип, который представлен в отряде двумя вариантами.

1-й вариант генерализованного морфотипа отмечен у видов родов *Coptopsylla* (*Coptopsyllidae*), *Chaetopsylla* (*Vermipsyllidae*), *Parapsyllus* и *Polygenis* (*Rhopalopsyllidae*), *Megabothris* и *Nosopsyllus* (*Ceratophyllidae*), *Paradoxopsyllus*, *Amphipsylla* и *Frontopsylla* (*Leptopsyllidae*). Для всех них характерно отсутствие ктенидиев на голове и наличие широкоокруглой головы с равномерно округлой лицевой стенкой.

2-й вариант генерализованного морфотипа характеризуется головой, у которой лицевая стенка в нижней части низкоокруглая, а в верхней более широкоокруглая. Такой вариант морфотипа отмечается у блох как с головными ктенидиями, так и без них. Голова с полууплощенной передней частью несет развитый хетом. Кроме длинных щетинок, расположенных у границы лба и щек, представлены более короткие и толстые. Глазные и нижнещечные гребни либо имеются (например, у блох родов *Ctenophthalmus*, *Neopsylla*, *Rhadinopsylla*, *Hystrihopsylla* из сем. *Hystrihopsyllidae*), либо отсутствуют (например, у блох родов *Amphipsylla* и *Ctenophyllus* из сем. *Leptopsyllidae*).

Филетические морфотипы

В процессе эволюции отряда блох сформировались четыре основных морфотипа сложившихся не как следствие структурных адаптаций к определенной модели паразитизма, а как результат событий филогенеза. Основу таких событий составляют структуры, признаки которых находятся в менее жесткой взаимосвязи, чем те, которые присущи структурам, модифицированным вследствие узких адаптаций.

Каждый из сегментов тела насекомых представляет собой относительно автономную морфогенетическую систему, и конгруэнтность его признаков его строения может рассматриваться с высокой степенью вероятности как филогенетическая корреляция. Вследствие менее жестких системных связей изменения различных признаков отдельных структур или их групп происходят с разной скоростью и, кроме того, независимо друг от друга. Возникающее многообразие сочетаний различных признаков может послужить основой для формирования новых таксономических групп.

Выявляя корреляции между признаками структур, не связанных между собой непосредственными морфогенетическими зависимостями, можно установить уникальные признаки, сочетания которых возникли в момент образования группы. Например, в качестве гипотезы можно предположить, что у общего предка блох инфраотряда *Pulicomorpha* способность к прыжку обеспечивали в основном мышцы заднегруди.

В связи с этим ослабло соединение нотума и плевры среднегруди, что привело, например, к редукции дополнительной ветви мезоплеврального тяжа и формированию ряда других особенностей строения среднегрудного сегмента.

Упрощенная схема отношений семейств блох различных инфраотрядов представлена рис. 1. Подробная схема филогенетических отношений с указанием признаков была опубликована ранее (Медведев, 1994).

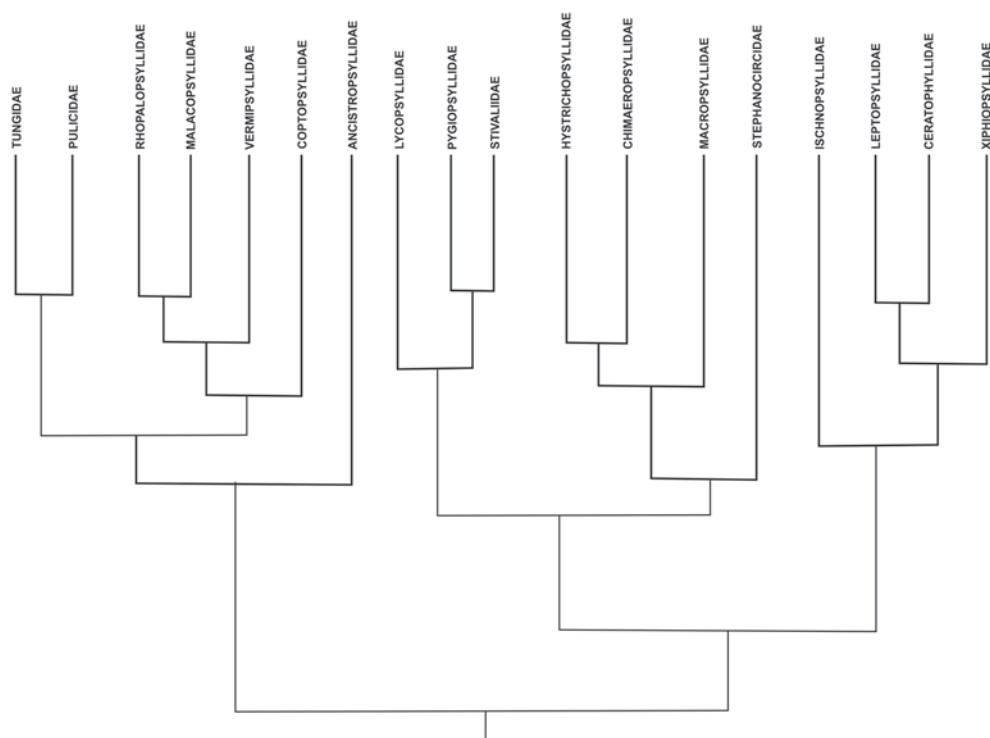


Рисунок 1. Схема филогенетических отношений семейств блох

Figure 1. Scheme of phylogenetic relationships of flea families

Представители инфраотряда Pulicomorpha значительно отличаются от блох трех других инфраотрядов – Ceratophyllomorpha, Pygiopsyllomorpha и Hystrichopsyllomorpha – комплексом признаков среднегруди, головной капсулы, половой клешни, модифицированных сегментов и эдеагуса (рис. 2 и табл. 2).

Таблица 2. Основные признаки строения различных инфраотрядов блох
Table 2. The main features in the structure of different flea infraorders

Признаки и их состояния	Pulicomorpha	Pygiopsyllomorpha	Hystrihopsyllomorpha	Ceratophyllomorpha
Голова				
Наружный желобок на межушковой стенке: 1 – отсутствует; 2 – имеется; 3 – имеется у самцов, у самок отсутствует	1	2	2	3
Внутренний валик на межушковой стенке: 1 – отсутствует; 2 – имеется; 3 – имеется у самцов, у самок отсутствует	2	1	2	3
Лицевой зубчик: 1 – отсутствует; 2 – если имеется, то его вершина направлен вверх; 3 – имеется, его вершина направлена вниз	2	1	3	3
Затылочная аподема: 1 – отсутствует, 2 – имеется	1	2	2	2
Межщечный мост: 1 – широкий, развита интрацервикальная часть; 2 – широкий или узкий, исходно имелся межщечный отросток; 3 – широкий, развита экстрацервикальная часть	1	2	2	3
Тенториальный мост: 1 – широкий, 2 – узкий, 3 – совсем узкий	1	2	3	3
Переднегрудь				
Нижний край пронотума: 1 – цельный, 2 – разделен на две лопасти	1	2	2	2
Передняя ветвь 1-й грудной пластинки: 1 – редуцирована, 2 – развита	1	2	2	2
Среднегрудь				
Положение нижнего края мезофрагмы: 1 – выше передневерхнего угла плевры, 2 – нижний край нотума расположен ниже передневерхнего угла плевры	1	2	2	2
Ветви мезоплеврального тяжа: 1 – одинарная, 2 – две ветви	1	2	2	2
Нижний край мезонотума и верхний край мезоплевры	1	2	2	2
Ширина основания/вершина аподемы: 1 – широкое/узкое, 2 – широкое/широкое, 3 – узкое/широкое	1	2	2	2
Наружная лопасть 2-й грудной пластинки: 1 – отсутствует, 2 – имеется	1	2	2	2

Заднегрудь

Сквамуллум: 1 – отсутствует, 2 – имеется	1	2	2	2
--	---	---	---	---

Брюшко

Апонема 9-го тергита: 1 – в виде парных лопастей; 2 – аркообразная, в виде оттянутого кзади козырька; 3 – аркообразная, треугольной формы	1	2	2	3
Третья грудная пластинка: 1 – имеется, 2 – отсутствует	1	2	1	1
Ацетабулярный отросток и неподвижный палец тела половой клешни: 1 – не развит, 2 – развит, на вершине имеется удлинённая щетинка	1	1	1	2
Внутренний канал апонемы половой клешни: 1 – имеется широкий канал; 2 – имеется узкий канал, смещённый к нижнему краю	1	2	2	2
Место прикрепления дигитоида к телу половой клешни: 1 – ближе к основанию тела клешни, 2 – ближе к середине заднего края, 3 – прикрепляется хорошо выраженным мышечком у задненижнего угла	2	1	2	3
8-й тергит самцов: высота его боковых лопастей меньше высоты тела половой клешни – 1 – менее чем в 2 раза; 2 – более чем в 2 раза; 3 – латеральные лопасти заходят за нижний край половой клешни	1	2	2	3
8-й стернит самцов: 1 – развит (его верхний край достигает уровня стигмы 8-го тергита), 2 – редуцирован (его высота в 1.5–2 раза меньше высоты брюшка)	1	1	1	2
9-й стернит самцов: 1 – вертикальные ветви прямые, горизонтальные слабо модифицированные; 2 – подразделение горизонтальной ветви 9-го стернита на три отдела и ее сочленение с крючками эдегуса	1	1	1	2

Эдегус

Соединение эдегуса с 9-м стернитом: 1 – отсутствует; 2 – может срастаться нижними краями; 3 – имеется, благодаря модификациям нижнего края его чехла или специальным выростам внутренней трубки; 4 – имеется сочленение между горизонтальной ветвью 9-го стернита и крючком эдегуса	2	3	1	4
Место прикрепления гипотендона: 1 – к мембранозной вентральной стенке эдегуса, 2 – к склеротизованной вентральной стенке эдегуса, 3 – к 9-му стерниту	1	2	2	3
Апикальные склериты и крючки эдегуса: 1 – апикальные склериты имеют собственную мускулатуру, крючки редуцированы; 2 – не имеют собственной мускулатуры, крючки имеются	2	1	2	2

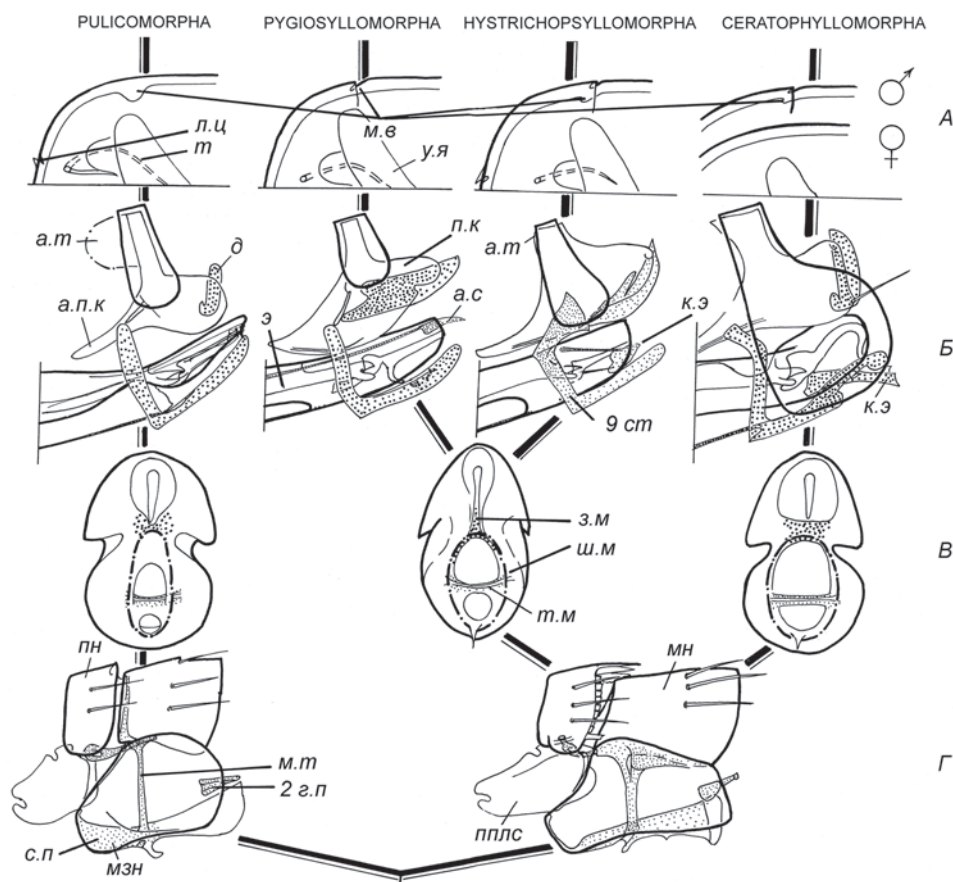


Рисунок 2. Схема взаимоотношений признаков строения блох четырех инфраотрядов. Ряды: А, В – голова сбоку (А) и снизу (В); Б – половые придатки; Г – передне- и среднегрудь, а.п.к – аподема половой клешни, а.с – апикальные склериты, а.т – аподема 9-го тергита, δ – дигитоид, з.м – заднешечный мост, к.э – крючки эдеагуса, л.ц – лицевой зубчик, мн – мезонотум, м.в – межуסיковый валик, мзс – мезостернит, м.т – мезоплевральный тяж, мн – нотум среднегруды, п.к – половая клешня, пн – пронотум, ппнс – проплевростерна, с.п – стернит переднегруды, т – тенториум, т.м – тенториальный мост, у.я – усиковая ямка, ш.м – шейная мембрана, э – эдеагус, 2 г.п – 2-я грудная пластинка, 9 ст – 9-й стернит брюшка.

Figure 2. Scheme of relations between characters of the structure of fleas of the four infraorders. Lines: А, В – head lateral view (А) and ventral view (В); Б – genitalia; Г – pro- и mesothorax, а.п.к – manubrium of clasper, а.с – apicale sclerites, а.т – apodeme of tergum 9, δ – movable process, з.м – postgenal bridge, к.э – crochets, л.ц – frontal tubercle, мн – mesonotum, м.в – ridge on the internal surface of the interantennal wall, мзс – mesosternum, м.т – mesopleural rod, мн – mesonotum, п.к – clasper, пн – pronotum, ппнс – propleurosternum, с.п – sternum of prothorax, т – tentorium, т.м – tentorial bridge, у.я – antennal fossae, ш.м – cervical membrane, э – aedeagus, 2 г.п – 2nd thoracic link-plate, 9 ст – sternum 9.

В ряде случаев в основу классификации таксонов блох рангом выше семейственной были положены не отдельные состояния, а общие тенденции в развитии структур. Скелетные структуры обладают различной степенью изменчивости. Если некоторые консервативны и отдельные состояния их признаков могут маркировать группы в целом, то другие подвержены модификациям и образуют гомологические ряды, которые в целом характеризуют группы высших таксонов. Так, признаки строения мезоплеврального тяжа, межушковой стенки и 1-й грудной соединительной пластинки, а также ряда других структур достаточно четко свидетельствуют в пользу близости семейств *Tungidae*, *Pulicidae*, *Rhopalopsyllidae*, *Malacopsyllidae*, *Vermipsyllidae* и *Coptopsyllidae* инфраотряда *Pulicomorpha*, что, однако, не подтверждается данными молекулярно-генетического анализа (Zhu et al., 2015).

Инфраотряд *Pulicomorpha* S.G. Medvedev, 1998 включает пять надсемейств: *Pulicoidea* (*Pulicidae* и *Tungidae*), *Malacopsylloidea* (*Malacopsyllidae* и *Rhopalopsyllidae*), *Vermipsylloidea* (*Vermipsyllidae*), *Coptopsylloidea* (*Coptopsyllidae*) и *Ancistropsylloidea* (*Ancistropsyllidae*). Пуликоидный морфотип является наиболее характерным для паразитов грызунов – пуликоморфных блох сем. *Pulicidae*. Его особенностью является короткое компактное тело с узкими грудными сегментами, развитыми прыгательными структурами заднегруди и сильно удлинёнными ногами, которые обеспечивают прыжок до 32 см. Для инфраотряда *Pulicomorpha* в целом характерна тенденция к компактизации тела, выражающаяся как в его укорочении, так и в вытягивании сегментов груди в высоту. Так, у блох семейств *Tungidae*, *Pulicidae*, *Malacopsyllidae*, *Ancistropsyllidae*, *Vermipsyllidae* и подсем. *Rhopalopsyllidae* высота мезонотума равна ширине или больше ее, тогда как у блох других семейств высота нотума меньше его длины. Можно предположить, что эта тенденция обусловила ряд ниже перечисленных особенностей строения груди и всего тела блох в целом. Антенны блох этого типа укорочены, почти полностью прикрыты снаружи стенкой глубокой усиковой ямки. У представителей инфраотряда заднешечный мост, вероятно, первоначально возникает в виде узкой перемычки, расположенной кнаружи от шейной мембраны. Впоследствии интрацервикальная (окруженная шейной мембраной) часть расширяется благодаря склеротизации краев переднезатылочного отверстия. В результате у блох ряда семейств инфраотряда наружная (экстрацервикальная) и внутренняя (интрацервикальная) части заднешечного моста одинаково широкие. В среднегруди соединение плеврального тяжа с нижним краем нотума редуцировано, в заднегруди метаплевральный узел развит наиболее сильно среди блох.

Таксоны инфраотряда *Pulicomorpha* демонстрируют связи между фаунами Африки и Азии, Африки и Южной Америки, т.е. имеют евразийско-американский и американо-австралийский типы распространения. Представители инфраотряда менее тесно связаны с грызунами. Если же такая связь имеется, то она присуща молодым группам блох и хозяев или, напротив, она возникает между наиболее рано уклонив-

шимися таксонами блох и группами хозяев. Представители инфраотряда Pulicomorpha отличаются от представителей других трех инфраотрядов паразито-хозяинными связями с такими разными группами млекопитающих, как хищные, броненосцы, ящеры, даманы и парнокопытные. Особенности связей с грызунами проявляются у этого инфраотряда в том, что он наиболее тесно связан с хомяковыми и мышинными. Третьей по численности группой хозяев являются зайцевые. В пределах этого инфраотряда имеется тенденция к возникновению в его различных семействах паразитизма «стационарного» и «полустационарного» типов. Представителей данного инфраотряда объединяет сходство признаков головы, груди и полового аппарата.

Вероятно, наиболее близки к исходной форме пуликоидного комплекса блохи монотипного сем. *Coptosyllidae*, виды которого распространены в Передней и Средней Азии на песчанках. Единственный североафриканский вид этого рода, *Coptosylla wassiliewi* Wagner, 1932, имеет направленный вверх зубчик, сходный с зубчиками южноамериканского сем. *Rhopalopsyllidae*. У блох других видов рода *Coptosylla* от этого зубчика отходят в стороны глубокие бороздки, которые отдельные исследователи принимают иногда за границу между клипеусом и лбом.

У представителей инфраотрядов Pygiopsyllomorpha, Hystrichopsyllomorpha и Ceratophyllomorpha тело вытянутое, а длина каждого из сегментов груди превышает их высоту. Способность этих блох к прыжку менее выражена, чем у ряда представителей инфраотряда Pulicomorpha. Удлиненные антенны помещаются на голове в открытых наружу усиковых ямках, которые могут иметь продолжение на проплевростерну. Для представителей этих трех инфраотрядов не характерно развитие интрацервикального отдела заднешечного моста. Им свойствен другой путь его возникновения, связанный или с разрастанием первоначально узкой перемычки только кпереди, или с образованием межщечного отростка, расположенного между внутренними краями щек (Медведев, 1989).

Гибкость удлиненного тела обеспечивается благодаря подвижности соединения между передне- и среднегрудным сегментом. Межсегментные мембраны при этом защищены снаружи зубцами ктенидия пронотума. В данных инфраотрядах ктенидии пронотума отсутствуют только у представителей отдельных родов, виды которых паразитируют на хозяевах различных таксономических групп.

У блох этих инфраотрядов мезоплевральный тяж имеет две хорошо выраженные ветви и сочленяется с нотумом и плеврой сзади от их передних краев. Особенности строения мезоплеврального тяжа сочетаются с другими особенностями строения груди и, что особенно важно, с признаками других тагм тела – головы и брюшка. Это свидетельствует об обоснованности подразделения блох на четыре инфраотряда. Так, наличие двух хорошо выраженных ветвей мезоплеврального тяжа согласуется со следующими признаками груди: нижний край пронотума разделен на две лопасти; сквамulum (короткий отросток у передневерхнего угла метэпистерны) имеется; верхний край мезоплевры покатый кзади, мезонотум вдвинут внутрь мезоплевростерны,

а нижний край мезонотума, соответственно, находится ниже передневерхнего угла плевры. У блох этих трех инфраотрядов вторая грудная соединительная пластинка имеет наружную лопасть, а первая – имеет развитую переднюю ветвь. Объединяет эту группу инфраотрядов и общий путь усиления мезо- и метастернитов, при этом их вентральная стенка становится килевидной, а основание аподем – широким с аподемальной впадиной.

Межщечный отросток или его рудименты обнаружены у ряда представителей инфраотряда *Hystrichopsyllomorpha*, а также у блох инфраотряда *Pygiopsyllomorpha*, что свидетельствует о близости этих двух таксонов. Другими общими признаками инфраотрядов *Hystrichopsyllomorpha* и *Pygiopsyllomorpha* являются отсутствие зубчиков на метанотуме (имеются у блох сем. *Chimaeropsyllidae*), прикрепление гипотендона к вентральной стенке эдеагуса, а не к 9-му стерниту, сильно склеротизованные стенки тенториального моста, каплевидная стигма метэпимера. Общим признаком для инфраотрядов *Hystrichopsyllomorpha* и *Pygiopsyllomorpha* является также и то, что край метанотума груди и тергитов брюшка в основании зубчиков прямой, т.е. не имеет вырезки. У блох же инфраотряда *Ceratophyllomorpha* зубчики расположены в углублениях на краях метанотума груди и тергитов брюшка. Блохам инфраотрядов *Pygiopsyllomorpha* и *Hystrichopsyllomorpha* присуща тенденция к образованию в различной степени выпуклых пигидиев, которые, однако, имеют такую форму не у всех представителей этих групп.

Инфраотряд *Hystrichopsyllomorpha*: надсемейства *Hystrichopsylloidea* (*Hystrichopsyllidae* и *Chimaeropsyllidae*), *Macropsylloidea* (*Macropsyllidae*) и *Stephanocircidoidea* (*Stephanocircidae*). У ряда представителей инфраотряда обнаружен межщечный отросток, который стал основой для заднешечного моста. Представителям инфраотряда *Hystrichopsyllomorpha* не свойствен половой диморфизм межусиковой стенки (за исключением нескольких родов). Вариации, в строении лицевого зубчика следующие: простой зубчик – зубчик-складка – слитный зубчик. Префронтальные гребни хорошо выражены. Ветви тенториума редуцируются в задней или передней части. Вершина щечной лопасти оттянута вниз и назад. Усиковая ямка может быть открытой; если она закрыта, то воротничком на нижнем крае головы.

Для инфраотряда *Hystrichopsyllomorpha* нельзя указать апоморфные признаки, присущие всем его представителям, однако объединяемые мной в инфраотряд семейства имеют ряд признаков возникших параллельно, но на единой основе. Вероятно, это объясняется тем, что инфраотряд *Hystrichopsyllomorpha* включает ряд наиболее древних таксонов отряда, промежуточные формы между которыми вымерли. Инфраотряд *Hystrichopsyllomorpha* характеризуется связями с хомяковыми и мышинными, но третьей по численности группой хозяев для блох этого таксона являются насекомоядные семейств *Soricidae* и *Talpidae*. Вероятно, этот инфраотряд возник в Азии, откуда его представители распространялись через Северную Америку в Южную. Однако позднее

на распространение представителей этого семейства оказывало влияние не только азиатско-американские межконтинентальные связи, но и американо-австралийские. О связях последнего типа свидетельствует распространение таких своеобразных семейств инфраотряда, как *Macropsyllidae* и *Stephanocircidae*.

1. Инфраотряд *Pygiopsyllomorpha*: надсем. *Pygiopsylloidea* (*Lycopsyllidae*, *Pygiopsyllidae* и *Stivaliidae*). Кроме признаков, указанных в табл. 2, особенностью блох инфраотряда является сильное развитие внутреннего валика пронотума, который направлен кпереди. В основании зубцов ктенидия пронотума видны только отверстия их каналов.

Особенностью распространения инфраотряда является приуроченность многих его родов к Индо-Малайской области, где распространены 26 из 37 родов и 62% видов от их общего числа. Большую часть из этих родов (22 рода) составляют представители сем. *Stivaliidae*. При этом наибольшая часть эндемичных родов (13) сосредоточена в Папуасской подобласти, в частности на Новой Гвинее. Ряд родов сем. *Stivaliidae* (109 видов 23 родов) представлен в фауне Юго-Восточной Азии, а также в Африке, где они паразитируют на мышиных и тупаях. Сем. *Pygiopsyllidae* (10 родов) более широко представлено в Австралии (семь родов из 10 известных), четыре рода этого семейства распространены также в Новой Зеландии. Представители небольшого сем. *Lycopsyllidae* (восемь видов из четырех родов) паразитируют на ехиднах, вомбатах и хищных сумчатых.

2. Инфраотряд *Ceratophyllomorpha*: надсем. *Ceratophylloidea* (*Ceratophyllidae*, *Leptopsyllidae*, *Xiphiopsyllidae* и *Ischnopsyllidae*). Признаки инфраотряда приведены в табл. 2.

Местом происхождения инфраотряда вероятнее всего является Азия, где и сосредоточена большая часть таксонов этой группы. На распространение большинства таксонов инфраотряда оказало наличие берингийского моста в прошлом между Евразией и Северной Америкой. Виды инфраотряда *Ceratophyllomorpha* паразитируют в основном на хомяковых. Второй же по значимости группой хозяев для блох этого инфраотряда являются беличьи и рукокрылые, а из зайцеобразных – пищуховые (*Ochotonidae*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ особенностей строения должен быть направлен на установление совокупности признаков, или филетическую корреляцию, свойственную только представителям определенного таксона блох. Устойчиво взаимосвязанные черты строения, в совокупности с особенностями распространения и паразито-хозяйинных связей, обуславливают целостность таксономической группы.

Однако возникает вопрос, какая именно комбинация из многих вариантов признаков маркирует уникальное событие филогенеза. Основу классификации таких таксонов, как семейства и надсемейства, должны составлять те филетическими корреляциями, которые были интегрированы на предыдущем этапе эволюции.

Процесс построения классификации состоит в конкретизации диалектики стабильных и переменных свойств данной группы на каждом этапе ее эволюции. Однако, если бы иерархия выявленных филогенетических корреляций соответствовала бы этапам морфогенеза, то мы бы располагали и непротиворечивой иерархией признаков, и классифицирование не вызывало бы затруднений. Тем не менее, дело обстоит иначе. Объяснение этому факту состоит в том, что эпигеномные перестройки и изменения в положении блоков генов в геноме приводят к изменениям онтогенеза, глубина и масштаб которых непредсказуемы. Согласно современным данным, трансформация скелетных образований в филогенезе обуславливается не только мутациями структурных генов, но и, например, встраиванием в геном коротких, состоящие из 18–25 нуклеотидов, цепочек микро-РНК. Как показывают последние исследования, они выполняют существенную роль регуляторов онтогенеза (Christodoulou et al., 2010).

Микро-РНК не кодирует белки, ее функция состоит в подавлении процесса трансляции того или иного белка. Блокировка трансляции происходит путем связывания микро-РНК с комплементарным концевым участком матричной РНК. Микро-РНК определенного вида может регулировать работу сотен генов, которые образуют единую функциональную сеть. Соответственно мутации в одном из семи значимых нуклеотидов микро-РНК могут нарушить регуляцию работы целого ансамбля генов. Изменение или повреждение сайтов связывания с микро-РНК может также приводить к существенным изменениям в функционировании генов, отвечающих за морфогенез. Важно еще раз подчеркнуть, что данные изменения локализуются за пределами кодирующей последовательности структурных генов. При этом негомологичный кроссинговер может усилить эффект точечной мутации микро-РНК и изменить ее локализацию в ядре, а также переместить под другой промотор. Таким образом, замены отдельных нуклеотидов короткой цепочки микро-РНК могут приводить к значительным морфологическим изменениям, в основе которых лежат изменения во времени и пространстве работы ансамблей регуляторных генов. Именно эти процессы могут обусловить возникновение сходных признаков у генеалогически отдаленных таксонов. Кроме того, мобильность микро-РНК обуславливает и высокую интенсивность эволюционной изменчивости. Можно предположить, что одинаковые мутации микро-РНК могут возникать независимо у близких видов. Это, вероятно, и объясняет «мозаичное» распределение сходных состояний по близким видам. Едва ли такого рода сложные процессы можно «упорядочивать» исключительно в виде дихотомически ветвящегося древа.

Обособление отдельных филогенетических линий, имеющих равный таксономический статус в отряде блох, происходило в разные исторические промежутки времени. Так, отсутствие признаков, четко обособляющих сем. *Hystrihopsyllidae*, объясняется тем, что его таксоны представлены в современной фауне не полностью. Вследствие

оледенения Антрактиды, аридизации Австралии, вымирания древних фаун сумчатых и плацентарных, населявших в прошлом Австралию, Антарктиду и Южную Америку, значительная часть блох семейства остается неизвестной.

Вероятно, в меловой период или ранее различные группы насекомых осваивали пищевые ресурсы в местах обитания протомлекопитающих. Предковые формы блох уже утратили в ротовом аппарате мандибулы, а их максиллы были вытянутыми и способными прорезать поверхность кожного покрова для кровососания. Эти формы были уже не только бескрылыми и уплощенными с боков, но и имели преадаптации к способности прыгать. Часть нижней стенки головы, задние стенки грудных и брюшных сегментов редуцировались, что позволило сегментам втягиваться друг в друга, а части щетинок трансформироваться в зубцы ктенидиев на воротничках некоторых сегментов.

Вероятно, в палеогене ктенидии головы способствовали становлению паразитизма блох на млекопитающих в условиях микростабий, т.е. вне гнездовой камеры. В этот период сформировались блохи с головными ктенидиями из семейств *Hystrihopsyllidae*, *Macropsyllidae*, *Stephanocircidae* и *Chimaeropsyllidae*, а также подсем. *Leptopsyllinae* (*Leptopsyllidae*). В дальнейшем освоение блохами норных убежищ грызунов привело к видовой дивергенции внутри такого крупного семейства, как *Ceratophyllidae* в Северном полушарии, и семейств *Pygiopsyllidae* и *Stivaliidae* – в Южном. Блохи этих крупных семейств лишены головных ктенидиев, которые уже не имели функционального значения в условиях ограниченного пространства норы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-Д.20) и при финансовой поддержке темы Министерства науки и высшего образования «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. Регистрационный номер 122031100263-1).

Автор выражает благодарность к.б.н., доценту кафедры цитологии и генетики Новосибирского государственного университета Ю.Ю. Илинскому за анализ молекулярно-генетических данных по отряду блох.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вашенко В.С. 1988. Блохи (Siphonaptera) – переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л., Наука, 163 с. [Vaschenok V.S. Blokhi (Siphonaptera) – perenoschiki vozbuditelei boleznei cheloveka i zhivotnykh. L., Nauka, 163 s. (in Russian)].
- Иофф И.Г. 1949. Aphaniptera Киргизии. Эктопаразиты 1: 1–212. [Ioff I.G. 1949. Aphaniptera Kirgizia. Ectoparasity 1: 1–212. (in Russian)].
- Иофф И.Г., Микулин М.А., Скалон О.И. 1965. Определитель блох Средней Азии и Казахстана. М., Медицина, 371 с. [Ioff I.G., Mikulin M.A., Skalon O.I. 1965. Opredelitel' bloh Srednej Azii i Kazahstana. M., Medicina, 371 s. (in Russian)].

- Медведев С.Г. 1982. Особенности строения антенн блох (Siphonaptera) и их использование в систематике. I. Энтомологическое обозрение 61 (2): 418–427. [Medvedev S.G. 1982. Peculiarities of antennal structure in fleas (Siphonaptera) and their use in systematics. I. Entomological Review 61 (2): 170–184.]
- Медведев С.Г. 1983. Особенности строения антенн блох (Siphonaptera) и их использование в систематике. II. Энтомологическое обозрение 62 (2): 371–378. [Medvedev S.G. 1983. Peculiarities of antennal structure in fleas (Siphonaptera) and their use in systematics. II. Entomological Review 62 (2): 138–149.]
- Медведев С.Г. 1988. Строение головной капсулы блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение 67 (3): 496–509. [Medvedev S.G. 1989. Structure of head capsule in fleas (Siphonaptera). I. Entomological Review 68 (4): 1–18.]
- Медведев С.Г. 1989. Строение головной капсулы блох (Siphonaptera). II. Энтомологическое обозрение 36 (1): 34–47. [Medvedev S.G. 1989. Structure of head capsule in fleas (Siphonaptera). II. Entomological Review 68 (5): 148–163.]
- Медведев С.Г. 1990. Строение груди блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение 69 (3): 514–533. [Medvedev S. G. 1990. Structure of the thorax in fleas (Siphonaptera). I. Entomologicheskoe obozrenie 69 (3): 514–533.]
- Медведев С.Г. 1991a. Строение груди блох (Siphonaptera). II. Энтомологическое обозрение 70 (2): 330–344. [Medvedev S.G. 1992. The structure of the thorax in fleas (Siphonaptera). II. Entomological Review 71 (5): 38–47.]
- Медведев С.Г. 1991b. Строение груди блох (Siphonaptera). III. Энтомологическое обозрение 70 (4): 774–784. [Medvedev S.G. 1992. The structure of the thorax in fleas (Siphonaptera). III. Entomological Review 71 (1): 19–34.]
- Медведев С.Г. 1992. Строение эдеагуса блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение 71 (3): 510–522. [Medvedev S.G. 1993. The structure of the aedeagus of fleas (Siphonaptera). I. Entomological Review 72 (4): 5–19.]
- Медведев С.Г. 1993a. Строение эдеагуса блох (Siphonaptera). II. Энтомологическое обозрение 72 (3): 519–536. [Medvedev S.G. 1994. The structure of the aedeagus of fleas (Siphonaptera). II. Entomological Review 73 (3): 32–52.]
- Медведев С.Г. 1993b. Строение модифицированных сегментов брюшка блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение 72 (4): 747–763. [Medvedev S.G. 1994. Structure of the modified abdominal segments of fleas (Siphonaptera). Entomological Review 73 (7): 11–30.]
- Медведев С.Г. 1994. Морфологические основы классификации отряда блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение 73 (1): 22–43. [Medvedev S.G. 1995. Morphological basis of the classification of fleas (Siphonaptera). Entomological Review 73 (9): 30–51.]
- Медведев С.Г. 1998. Классификация отряда блох (Siphonaptera) и ее теоретические предпосылки. Энтомологическое обозрение 77 (4): 916–934. [Medvedev S.G. 1998. Classification of fleas (order Siphonaptera) and its theoretical foundations. Entomological Review 78 (9): 75–89.]
- Медведев С.Г. 2001. Опыт создания компьютерной базы данных по морфологии блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение 80 (2): 527–539. [Medvedev S.G. 2001. An attempt of create a database of the morphology of fleas (Siphonaptera). Entomological Review 81 (5): 511–519.]
- Медведев С.Г. 2002. Особенности распространения и паразито-хозяйных связей блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение 81 (3): 737–753. [Medvedev S.G. 2002. Specific Features of the Distribution and Host Associations of Fleas (Siphonaptera) Entomological Review 82 (9): 1165–1177.]
- Медведев С. Г. 2003. Морфологические адаптации блох к паразитизму. I. Энтомологическое обозрение 82 (1): 40–62. [Medvedev S.G. 2003. Morphological Adaptations of Fleas (Siphonaptera) to Parasitism: I. Entomological Review 83 (9): 1059–1080.]
- Медведев С.Г. 2005. Морфологические адаптации блох к паразитизму. IV. Энтомологическое обозрение 84 (2): 276–292. [Medvedev S.G. 2005. Morphological Adaptations of Fleas (Siphonaptera) to Parasitism: IV. Entomological Review 85 (4): 386–399.]
- Медведев С.Г. 2008. Классификации семейств блох (Siphonaptera). I. Сем. Hystrichopsyllidae (четвертая часть). Энтомологическое обозрение 87 (3): 668–691. [Medvedev S.G. 2008. Classification of the Flea Families (Siphonaptera): II. Family Hystrichopsyllidae (Part 4). Entomological Review 88 (7): 838–857.]

- Медведев С.Г. 2009. Классификации семейств блох (Siphonaptera). I. Сем. Hystrichopsyllidae (пятая часть). Энтомологическое обозрение 88 (3): 693–711. [Medvedev S.G. 2010. Classification of the Flea Families (Siphonaptera): I. Family Hystrichopsyllidae (Part 5). Entomological Review 90 (2): 203–217.]
- Медведев С.Г. 2015а. Морфологическое разнообразие скелетных структур блох (Siphonaptera). Часть 1: общая характеристика и признаки строения головы. Энтомологическое обозрение 95 (3): 559–588. [Medvedev S.G. 2015. Morphological Diversity of the Skeletal Structures of Fleas (Siphonaptera). Part 1: the General Characteristic and Features of the Head. Entomological Review 95 (7): 852–873.]
- Медведев С.Г. 2015б. Морфологическое разнообразие строения блох (Siphonaptera). Часть 3: общая характеристика хотома груди. Паразитология 49 (6): 453–464. [Medvedev S.G. 2016. Morphological Diversity of the Skeletal Structures of Fleas (Siphonaptera). Part 3: The General Characteristics and Features of Thoracic Setation. Entomological Review 96 (1): 51–58.]
- Медведев С.Г. 2016а. Морфологическое разнообразие скелетных структур блох (Siphonaptera). Часть 2: общая характеристика и признаки строения груди. Энтомологическое обозрение 96 (1): 34–63. [Medvedev S.G. 2016. Morphological Diversity of the Skeletal Structures of Fleas (Siphonaptera). Part 2: The General Characteristic and Features of the Thorax. Entomological Review 96 (1): 28–50.]
- Медведев С.Г. 2016б. Морфологическое разнообразие скелетных структур блох (Siphonaptera). Часть 2: общая характеристика и признаки строения груди. Энтомологическое обозрение 96 (1): 34–63. [Medvedev S.G. 2016. Morphological Diversity of the Skeletal Structures of Fleas (Siphonaptera). Part 2: The General Characteristic and Features of the Thorax. Entomological Review 96 (1): 28–50.]
- Медведев С.Г. 2017. Адаптации блох (Siphonaptera) к паразитизму. Паразитология 51 (4) 1–12. [Medvedev S.G. 2017. Adaptations of Fleas (Siphonaptera) to Parasitism. Entomological Review 97 (8): 273–284.]
- Медведев С. Г. 2018. Морфологическое разнообразие скелетных структур и проблемы классификации блох (Siphonaptera). Часть 6. Энтомологическое обозрение 97 (1): 16–31. [Medvedev S.G. 2018. Morphological Diversity of the Skeletal Structures of Fleas (Siphonaptera). Part 6. Entomological Review 98 (1): 10–20.]
- Christodoulou F., Raible F., Tomer R. et al. 2010. Ancient animal microRNAs and the evolution of tissue identity. Nature 463: 1084–1088.
- Johnson P.T. 1957. A classification of the Siphonaptera of South America, with descriptions of new species. Memoirs of the Entomological Society of Washington 5. 299 pp.
- Jordan K. 1947. On some phylogenetic problems within the order of Siphonaptera. Tijdschrift voor entomologie 88: 79–93.
- Jordan K. 1948. Suctorial insects of medical importance, 2nd ed. Norwich, 211–245.
- Hennig W. 1981. Insect phylogeny. Chichester-New-York-Brisbane-Toronto, 514 pp.
- Holland G.P. 1949. The Siphonaptera of Canada. Canadian department agriculture technical bulletin 70. 306 pp.
- Holland G.P. 1964. Evolution, classification and host relationships of Siphonaptera. Annual Review of Entomology 9: 123–146.
- Hopkins G.H.E. 1958. Order-group and family-group names for the fleas. Annals and magazine of natural history 13 (1(7)): 479–487.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1953. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London: University Press, Cambridge. V. 1. XV+361 pp.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1956. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London: University Press, Cambridge. V. 2. XI+445 pp.+32 Pls.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1962. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London: University Press, Cambridge. V. 3. VIII+560 pp.+10 Pls.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1966. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London: University Press, Cambridge. V. 4. VIII+550 pp.+12 Pls.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1971. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London: University Press, Cambridge. V. 5. VIII+530 p.+30 Pls.
- Kolenati F.A. 1863. Beiträge zur Kenntnis der Phthiriomyiarien. Horae Societatis Entomologicae Rossicae. Bd. 2. S. 9–109.

- Mardon D.K. 1981. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). London, Oxford Univ. Press, V. 6. 298 p.
- Rothschild M., Schlein Y. 1975. The jumping mechanism of *Xenopsylla cheopis*. 1. Exoskeleton structures and musculature. Philosophical Transactions of the Royal Society. London. Ser. B. 271 (914): 457–490.
- Smit F.G.A.M. 1972. On some adaptive structures in Siphonaptera. Folia Parasitologica (Prague) 19: 5–17.
- Smit F.G.A.M. 1982. Siphonaptera. In: Taxonomy and classification of living organisms. New York (McGraw-Hill Co.). 557–563.
- Snodgrass R.E. 1946. The skeletal anatomy of fleas. Smithsonian Miscellaneous Collections 104 (18): 1–89.
- Traub R. 1950. Siphonaptera from Central America and Mexico. A morphological study of the aedeagus, with description of new genera and species. Fieldiana, Zoological Memoires 1: 1–127.
- Traub R.E., Rothschild M., Haddow J.F. 1983. The Ceratophyllidae: key to the genera and host relationships, with notes on their evolution, zoogeography and medical importance. Univ. Press, Cambridge, XV+288 pp.
- Wagner J. 1939. Aphaniptera. Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bb. 5: Arthropoda, 3 Abt. Insecta, XIII. Buch, Teil f. Leipzig. 1–114.
- Whiting M.F., Whiting A.S., Hastriter M., Dittmar K. 2008. A molecular phylogeny of fleas (Insecta: Siphonaptera) and host associations. Cladistics 24: 1–31.
- Zhu Q., Hastriter M.W., Whiting M.F., Dittmar K. 2015. Molecular phylogenetics and evolution. Molecular Phylogenetics and Evolution 90: 129–139.

FLEA MORPHOTYPES (INSECTA, SIPHONAPTERA)

S. G. Medvedev

Keywords: Fleas, Siphonaptera, classification, morphological adaptations, adaptive and phyletic morphotypes

SUMMARY

Combinations of structural characters previously used to substantiate various classifications of the order Siphonaptera are analyzed. Adaptive and phyletic morphotypes marking assemblages or phylogenetically closely related groups of flea families are considered.

УДК 595.422(470.44)

АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ГАМАЗОВЫХ КЛЕЩЕЙ (MESOSTIGMATA, GAMASINA), СВЯЗАННЫХ С МЕЛКИМИ МЛЕКОПИТАЮЩИМИ, ПТИЦАМИ И ПРЕСМЫКАЮЩИМИСЯ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 г. А. М. Поршаков^{а,*}, М. Г. Корнеев^а, Е. Н. Кондратьев^{а,б}

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

^б Саратовский национальный исследовательский государственный университет
имени Н. Г. Чернышевского,
ул. Астраханская, 83, Саратов, 410012 Россия
*e-mail: pam_82@mail.ru

Поступила в редакцию 02.01.2023 г.

После доработки 08.03.2023 г.

Принята к публикации 11.03.2023 г.

Приведен обзор данных по фауне гамазовых клещей, собранных на территории 38 районов Саратовской области за период с 1929 по 2022 год. Создана электронная база данных (ЭБД) по распространению в регионе 81 вида, принадлежащего к 41 роду из 20 семейств.

Ключевые слова: гамазовые клещи, Gamasina, Саратовская область

DOI: 10.31857/S0031184723030031, **EDN:** FUCEOW

Гамазовые клещи – обширная и чрезвычайно разнообразная группа членистоногих, на примере которой можно проследить все степени перехода от свободноживущих видов сапрофагов и хищников до высокоспециализированных паразитов. Гамазиды играют существенную роль в формировании микробиоценоза гнезд мелких млекопитающих и птиц, где составляют от 40 до 80% от всех прочих видов беспозвоночных животных. Количество особей гамазид в сборах может исчисляться десятками тысяч экземпляров. По видовому разнообразию гамазовые клещи также заметно выделяются среди других групп беспозвоночных.

Некоторые виды гамазовых клещей участвуют в циркуляции таких природно-очаговых болезней человека, как чума, туляремия, клещевой энцефалит, лихорадка Ку, орнитоз, бруцеллез, сальмонеллез, листериоз и ряд других (Земская, 1973). На территории Саратовской области потенциальными переносчиками и резервуарами природно-очаговых болезней являются клещи *Androlaelaps fahrenheitsi* (Berlese, 1911),

Androlaelaps casalis (Berlese, 1887), *Eulaelaps stabularis* (Koch, 1836), *Haemogamasus nidi* Michael, 1892, *Haemogamasus ambulans* (Thorell, 1872), *Haemogamasus citelli* Bregetova et Nelzina, 1952, *Haemogamasus liponyssoides* Ewing, 1925, *Ornithonyssus bacoti* (Hirst, 1913), *Dermanyssus gallinae* (De Geer, 1778), *Dermanyssus hirundinis* (Hermann, 1804), *Ornithonyssus sylviarum* (Canestrini et Fanzago, 1877), *Echinonyssus isabellinus* (Oudemans, 1913), *Echinonyssus criceti* (Sulzer, 1774), *Echinonyssus ellobii* Bregetova, 1956, *Echinonyssus meridianus* Zemskaya, 1955, *Laelaps pavlovskyi* Zakhvatkin, 1948, *Laelaps algericus* Hirst, 1925, *Laelaps clethrionomydis* Lange, 1955, *Laelaps hilaris* Koch, 1836, *Laelaps muris* (Ljungh, 1799), *Laelaps agilis* Koch, 1836, *Hyperlaelaps microti* (Ewing, 1933) и *Hyperlaelaps amphibia* Zakhvatkin, 1948.

Сведения о гамазовых клещах, обнаруженных на территории Саратовской области, впервые приведены в работе Засухина с соавторами (1930). В частности, в окрестностях Саратова были собраны клещи *Laelaps agilis* (Koch, 1836), *Dermanyssus galinae* (De Geer, 1778) и *Spinturnix plecotinus* (Koch, 1839). Спустя почти 20 лет Козловский (1951) сообщил о находке на прыткой ящерице клеща *Neoliponyssus* sp. Позднее Давидович (1959, 1966, 1968), а также Давидович совместно с Игониной (1957) привела данные о находках на территории Саратовской области уже 38 видов гамазид. Длительный период времени сведения о видовом составе, экологии, анализа распространения на территории Саратовской области различных видов гамазовых клещей не публиковались. Однако за период исследований с 2007 по 2022 год были получены сведения об обитании на территории Саратовской области 43 видов гамазовых клещей, отмечаемых на мелких млекопитающих, птицах и пресмыкающихся (Поршаков и др., 2021).

Целью настоящей публикации является обобщение данных собственных сборов и литературных материалов по фауне гамазовых клещей, распространенных на территории Саратовской области. В частности, были проанализированы сведения о гамазовых клещах, представленные более чем в 20 публикациях (Аникин и др., 2021; Бреgetова, 1956; Бутенко, 1962; Давидович, Игониная, 1957; Давидович, 1959, 1966, 1968; Засухин и др., 1930; Козловский, 1951; Кондратьев, 2019, 2020; Кондратьев и др., 2021; Корнеев и др., 2020, 2022; Поршаков и др., 2007, 2017а, 2017б, 2018; Поршаков А.М., Курняева А.Д. 2017; Турцева, 2008).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Саратовская область расположена на юго-востоке европейской части России. Долиной Волги территория делится на Правобережье и Левобережье. На территории области выделяют четыре ландшафтные зоны: лесостепь, северную степь, типичную степь и полупустыню. Лесостепная зона (28.6% от площади области) расположена целиком в Правобережье. Степная зона (66.7% – наиболее обширная) представлена как в Правобережье, так и в Левобережье, полу-

пустынная зона (4.7%) расположена в Левобережье (Учебно-краеведческий атлас Саратовской области..., 2013).

Все данные о находках видов гамазовых клещей на территории Саратовской области сведены в электронную базу данных (Поршаков и др., 2021). В таблицах этой базы указаны идентификационный номер, наименование области, наименование и ОКАТО административного района, дата сбора материала, адрес, географические координаты пункта обследования, биотоп, объект обследования (30 видов млекопитающих, 1 вид ящериц, гнездовой материал), вид клещей, количество собранных клещей, а также источник данных. Следует отметить, что точная географическая привязка мест находок позволяет экспортировать данные в любые платформы географических информационных систем (ArcGIS, MapINFO, QGIS, WinGis, ArcInfo, AutoCad Map, ObjecLand, ГеоГраф, Панорама и др.) и представлять их в наглядной форме (рис. 1) и реализовывать возможности картометрического количественного анализа.

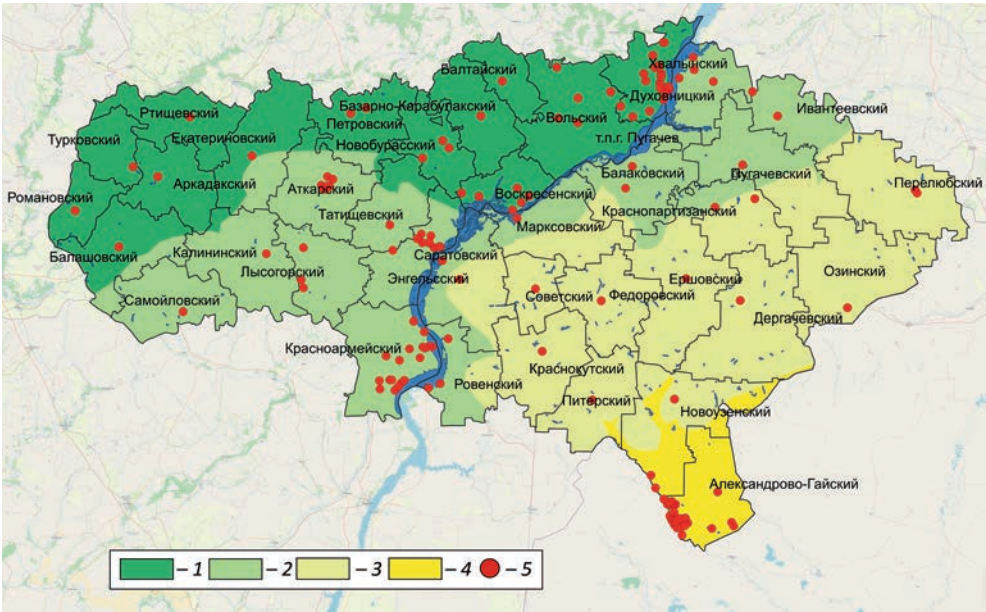


Рисунок 1. Пример тематической карты-схемы, созданной для анализа данных:
1 – лесостепь, 2 – северная степь, 3 – типичная степь, 4 – полупустыня,
5 – пункты сбора гамазовых клещей.

Figure 1. An example of analytical schem-map created for analysis of data:
1 – forest steppe, 2 – northern steppe, 3 – typical steppe, 4 – semi-desert,
5 – place of collection for gamasid mites.

На настоящий момент в базе данных имеется информация за период с 1929 по 2022 год для 38 административных районов Саратовской области о находках 81 вида гамазовых клещей, а также о находках экземпляров, для которых определена принадлежность только к роду или семейству. На предмет обнаружения гамазовых клещей были обследованы 30 видов млекопи-

тающих. Среди них были обыкновенная (*Microtus arvalis* Pallas, 1778), общественная (*M. socialis* Pallas, 1773), рыжая (*Myodes glareolus* Schreber, 1780), водяная (*Arvicola amphibius* L., 1758) полевки и полевка-экономка (*Alexandromys oeconomicus* Pallas, 1776); домовая (*Mus musculus* L., 1758), лесная малая (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811), желтогорлая (*S. flavicollis* Melchior, 1834) и полевая (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) мыши; пеструшка степная (*Lagurus lagurus* Pallas, 1773); хомячки серый (*Cricetulus migratorius* Pallas, 1773), обыкновенный (*C. cricetus* L., 1758) и Эверсманны (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859); соня лесная (*Dryomys nitedula* Pallas, 1778); крапчатый (*Spermophilus suslicus* G黦ldenstaedt, 1770) и малый (*S. pygmaeus* Pallas, 1778) суслики; белозубка малая (*Crociodura suaveolens* Pallas, 1811), бурузубка обыкновенная (*Sorex araneus* L., 1758); хорь степной (светлый) (*Mustela evermanni* Lesson, 1827); слепушонка обыкновенная (*Ellobius talpinus* Pallas, 1770); слепыш обыкновенный (*Spalax microphthalmus* G黦ldenstaedt, 1770); ондатра (*Ondatra zibethicus* (L., 1766)); прудовая (*Myotis dasycneme* Boie, 1825) и водяная (*M. daubentonii* Kuhl, 1817) ночницы; нетопырь лесной (*Pipistrellus nathusii* Keyserling et Blasius, 1839), нетопырь-карлик (*P. pipistrellus* Schreber, 1774), нетопырь средиземноморский (*P. kuhlii* Kuhl, 1817); вечерница рыжая (*Nyctalus noctula* Schreber, 1774), кожан двухцветный (*Vespertilio murinus* L., 1758) и ушан бурый (обыкновенный) (*Plecotus auritus* L., 1758).

Кроме того, имеются сборы с прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L., 1758), а также из подснежных гнезд обыкновенной и рыжей полевок, гнезда ласточки-береговушки и птичника.

Аннотированный список гамазовых клещей

Ниже приведен аннотированный список гамазовых клещей, выявленных на территории Саратовской области и вошедших в базу данных. В списке систематика надродовых таксонов принята по Beaulieu et al. (2011) и Lundqvist (2023). Номенклатура семейства Phytoseiidae приведена по: Demite et al. (2023), семейств Ascidae, Blattisociidae и Melicharidae – по: de Moraes et al. (2016), семейства Pachylaelapidae – по: Mařán, Halliday (2014) и Mařán et al., (2016), а семейства Laelapidae – по: de Moraes (2022).

Отряд Mesostigmata

Сем. Polyaspididae Berlese, 1913

Род *Trachytes* Michael, 1894

1. *Trachytes* sp. Найден в Хвалынском районе в гнезде полевки обыкновенной (Поршаков и др., 2021).

Сем. Epicriidae Berlese, 1885

Род *Epicrius* Canestrini et Fanzago, 1877

2. *Epicrius* sp. Обнаружен в Хвалынском районе в гнезде полевки обыкновенной (Поршаков и др., 2021).

Сем. Arctacaridae Evans, 1955

Род *Arctacarus* Evans, 1955

3. *Arctacarus* sp. Обнаружен в Саратовском районе в подснежном гнезде полевки рыжей (Поршаков и др., 2021).

Сем. Parasitidae Oudemans, 1901

Род *Holoparasitus* Oudemans, 1936

4. *Holoparasitus* sp. Найден в Хвалынском районе в гнезде полевки обыкновенной (Поршаков и др., 2021).

Род *Parasitus* Latreille, 1795

5. *Parasitus* sp. Найден в Хвалынском районе в гнезде полевки обыкновенной (Поршаков и др., 2021).

Род *Pergamasus* Berlese, 1904

6. *Pergamasus crassipes* (L., 1758). Места обнаружения: Вольский, Саратовский и Хвалынский районы. Объекты сбора: полевка рыжая, мышь лесная малая, подснежное гнездо обыкновенной полевки (Поршаков и др., 2018, 2021).

Род *Poecilochirus* Canestrini et Canestrini, 1882

7. *Poecilochirus necrophori* Vitzthum, 1930. Места обнаружения: все районы области, кроме Александрово-Гайского. Объекты сбора: мышь лесная малая, хомячок Эверсмана (Давидович, 1968).

Сем. Veigaiidae Oudemans, 1939

Род *Veigaia* Oudemans, 1905

8. *Veigaia nemorensis* (Koch, 1839). Места обнаружения: Вольский и Хвалынский районы. Собран в подснежном гнезде полевки обыкновенной (Поршаков и др., 2018, 2021).

9. *V. planicola* (Berlese, 1892). Найден в Хвалынском районе в подснежном гнезде полевки обыкновенной (Поршаков и др., 2021).

Сем. Ologamasidae Ryke, 1962

Род *Cyrtolaelaps* Berlese, 1887

10. *Cyrtolaelaps mucronatus* (Canestrini et Canestrini, 1881). Места обнаружения: Александрово-Гайский, Аткарский, Балаковский, Вольский, Дергачевский, Духовницкий, Ершовский, Ивантеевский, Калининский, Красноармейский, Краснокутский, Краснопартизанский, Лысогорский, Марковский, Новоузенский, Озинский, Перелюбский, Питерский, Пугачевский, Ровенский, Самойловский, Саратовский, Советский, Татищевский, Федоровский, Хвалынский и Энгельский районы. Объекты сбора: полевка обыкновенная, полевка общественная, мышь домовая, мышь лесная малая, мышь полевая, хомяк обыкновенный, землеройки, подснежное гнездо полевки обыкновенной (Давидович, 1968; Поршаков и др., 2021).

Род *Euryparasitus* Oudemans, 1902

11. *Euryparasitus emarginatus* (Koch, 1839). Места обнаружения: Аткарский, Балаковский, Духовницкий, Ивантеевский, Калининский, Красноармейский, Лысогорский, Марковский, Пугачевский, Ровенский, Самойловский, Саратовский, Татищевский и

Энгельсский районы. Объекты сбора: полевка обыкновенная, полевка водяная, мышь лесная малая, мышь желтогорлая и хомячок Эверсмманна (Давидович, 1968).

Сем. Rhodacaridae Oudemans, 1902

Род *Rhodacarellus* Willmann, 1934

12. *Rhodacarellus* sp. Найден в Хвалынском районе в гнезде береговой ласточки (Кондратьев и др., 2021).

Сем. Eviphididae Berlese, 1913

13. Обнаружен представитель сем. *Eviphididae*, однако в настоящее время видовая принадлежность клещей не определена. Найден в Саратовском районе в подснежном гнезде полевки рыжей в 2019 г. (Поршаков и др., 2021).

Сем. Macrochelidae Vitzthum, 1930

Род *Geholaspis* Berlese, 1918

14. *Geholaspis mandibularis* (Berlese, 1904). Найден на территории Саратовского района в гнезде береговой ласточки (Кондратьев и др., 2021).

Род *Macrocheles* Latreille, 1829

15. *Macrocheles decoloratus* (Koch, 1839). Найден в Александрово-Гайском районе на малом суслике (Поршаков и др., 2017б).

Сем. Pachylaelapidae Berlese, 1913

Род *Pachylaelaps* Berlese 1888

16. *Pachylaelaps perlucidus* Mašan, 2007. Найден в Хвалынском районе в гнезде береговой ласточки (Кондратьев и др., 2021).

Сем. Ameroseiidae Evans, 1961

Род *Ameroseiidae* Berlese, 1904

17. *Ameroseius corbiculus* (Sowerby, 1806). Обнаружен в Хвалынском районе в подснежном гнезде полевки обыкновенной (Поршаков и др., 2021).

18. *A. delicatus* Berlese, 1918. Места обнаружения: Красноармейский, Саратовский и Хвалынский районы. Собран в гнездах береговой ласточки (Кондратьев и др., 2021).

Сем. Ascidae Oudemans, 1905

Род *Asca* Heyden, 1826

19. *Asca aphidioides* (L., 1758) Места обнаружения: Балаковский, Вольский, Пугачевский и Хвалынский районы. Собран в подснежных гнездах полевки обыкновенной (Поршаков и др., 2018).

20. *A. bicornis* (Canestrini et Fanzago, 1887). Найден в гнезде полевки обыкновенной в Хвалынском районе (Поршаков и др., 2021).

Род *Protogamasellus* Karg, 1962

21. *Protogamasellus mica* (Athias-Henriot, 1961). Найден в Хвалынском районе в гнезде береговой ласточки (Аникин и др., 2021; Кондратьев и др., 2021).

Сем. Melicharidae Hirschmann, 1962

Род *Proctolaelaps* Berlese, 1923

22. *Proctolaelaps pygmaeus* (Müller, 1859). Места обнаружения: Духовницкий и Саратовский районы. Собран в подснежных гнездах полевки рыжей (Поршаков и др., 2021).

Род *Melichares* Hering, 1838

23. *Melichares* gen. sp. Найден в Хвалынском районе в гнезде береговой ласточки (Кондратьев и др., 2021).

Сем. Blattisociidae Garman, 1948

24. *Aceosejidae* gen. sp. (возможно, представитель рода *Lasioseius* Berlese, 1916). Места обнаружения: Ивантеевский и Саратовский районы. Собран в подснежном гнезде рыжей и обыкновенной полевков (Поршаков и др., 2021).

Род *Lasioseius* Berlese, 1916

25. *Lasioseius muricatus* (Koch, 1839). Найден в гнезде береговой ласточки в Хвалынском районе (Аникин и др., 2021; Кондратьев и др., 2021).

Сем. Phytoseiidae Berlese, 1916

Род *Amblyseius* Berlese, 1904

26. *Amblyseius meridionalis* Berlese, 1914. Найден в Хвалынском районе в гнезде полевки обыкновенной (Поршаков и др., 2021).

27. *A. obtusus* (Koch, 1839). Найден в Хвалынском районе в гнезде полевки обыкновенной (Поршаков и др., 2021).

Род *Neoseiulus* Hughes, 1948

28. *Neoseiulus* sp. Найден в Духовницком районе в гнезде полевки обыкновенной (Корнеев и др., 2022).

Сем. Dermanyssidae Kolenati, 1859

Род *Dermanyssus* Dugès, 1834

29. *Dermanyssus gallinae* (De Geer, 1778). Впервые найден в 1929 г. в окрестностях г. Саратов в птичнике (Засухин и др., 1930).

30. *D. hirundinis* (Hermann, 1804). Найден в Хвалынском районе в гнезде береговой ласточки (Кондратьев, 2020).

Сем. Naemogamasidae Oudemans, 1926

Род *Eulaelaps* Berlese, 1903

31. *Eulaelaps stabularis* (Koch, 1836). Места обнаружения: все районы области. Собран с: обыкновенной, общественной, рыжей, водяной полевков, полевки-экономки; домовой, малой лесной, полевой и желтогорлой мышей; серого и обыкновенного хомячков, хомячка Эверсмanna; суслика крапчатого, степной пеструшки, а также

землеройки. Кроме того, вид собран в подснежных гнездах обыкновенной и рыжей полёвок (Давидович, 1968; Корнеев и др., 2022).

Род *Haemogamasus* Berlese, 1889

32. *Haemogamasus ambulans* (Thorell, 1872). Места обнаружения: Балаковский, Духовницкий, Ивантеевский и Пугачевский районы. Собран с обыкновенной и рыжей полёвок, а также малой лесной мыши (Давидович, 1968).

33. *H. citelli* Bregetova et Nelzina, 1952. Впервые собран с суслика малого на территории Александрово-Гайского района в 2012 г. (Поршаков и др., 20176).

34. *H. dauricus* Bregetova, 1950. Места обнаружения: Балаковский, Духовницкий, Ивантеевский, Пугачевский и Ровенский районы. Собран с малой и лесной мыши, а также водяной полёвки (Давидович, 1968).

35. *H. liponyssoides* Ewing, 1925. Найден в гнезде береговой ласточки в Хвалынском районе (Аникин и др., 2021).

36. *H. nidi* Michael, 1892. Места обнаружения: повсеместно на территории области. Объекты сбора: обыкновенная, общественная, рыжая, водяная полёвки, полёвка-экономка; домовая, лесная малая, полевая, желтогорлая мыши; пеструшка степная; серый, обыкновенный и Эверсманна хомячки; суслик крапчатый. Собран также в подснежных гнездах обыкновенной и рыжей полёвок (Давидович, 1968; Поршаков и др., 20176, 2018).

37. *H. nidiformes* Bregetova, 1955. Места обнаружения: повсеместно, кроме Александрово-Гайского района. Собран с обыкновенной, рыжей, водяной полёвок; лесной малой и желтогорлой мышей; хомячка Эверсманна (Давидович, 1968).

Сем. Laelapidae Berlese, 1892

Род *Androlaelaps* Berlese, 1903

38. *Androlaelaps casalis* (Berlese, 1887). Места обнаружения: Балаковский, Воскресенский, Ивантеевский, Красноармейский, Лысогорский, Пугачевский, Саратовский, Хвалынский, Ровенский и Энгельский районы. Собран с полёвки обыкновенной (Давидович, 1968) и в гнездах береговой ласточки (Кондратьев, 2019; Корнеев и др., 2020).

39. *A. fahrenheitzi* (Berlese, 1911). Места обнаружения: все районы области. Объекты сбора: подснежное гнездо полёвки обыкновенной, подснежное гнездо полёвки рыжей, полёвка обыкновенная, полёвка общественная, полёвка рыжая, полёвка водяная, полёвка-экономка, мышь домовая, мышь лесная малая, мышь полевая, мышь желтогорлая, пеструшка степная, хомячок серый, хомячок Эверсманна, хомяк обыкновенный, соня лесная, суслик крапчатый, суслик малый, белозубка малая (Давидович, 1968; Поршаков и др., 20176, 2018).

Род *Cosmolaelaps* Berlese, 1903

40. *Cosmolaelaps zachvatkini* (Buyakova et Goncharova, 1972). Найден в Хвалынском районе в подснежном гнезде полевки обыкновенной (Поршаков и др., 2021).

Род *Echinonyssus* Hirst, 1925

41. *Echinonyssus isabellinus* (Oudemans, 1913). Места обнаружения: все районы области. Объекты сбора: подснежное гнездо полевки обыкновенной, подснежное гнездо полевки рыжей, а также обыкновенная, общественная, рыжая, водяная полевки, полевка-экономка; домовая, малая, полевая и желтогорлая мыши; пеструшка степная; хомячок серый и белозубка малая (Давидович, 1968; Поршаков и др., 20176, 2018).

42. *E. criceti* (Sulzer, 1774). Места обнаружения: Александрово-Гайский, Аткарский, Балаковский, Дергачевский, Духовницкий, Ершовский, Ивантеевский, Калининский, Красноармейский, Краснокутский, Краснопартизанский, Лысогорский, Марковский, Новоузенский, Озинский, Питерский, Пугачевский, Ровенский, Самойловский, Саратовский, Советский, Татищевский, Турковский, Федоровский и Энгельсский районы. Объекты сбора: обыкновенная, рыжая, водяная полевки; домовая и лесная малая мыши; пеструшка степная, хомячок серый, хомяк обыкновенный, суслик крапчатый, хорь степной (Давидович, 1968).

43. *E. ellobii* Bregetova, 1956. Обнаружен в Александрово-Гайском районе на обыкновенной слепушонке и пеструшке степной (Поршаков и др., 20176).

44. *E. eusoricis* Bregetova, 1956. Обнаружен в Александрово-Гайском и Саратовском районах на домовой мыши и белозубке малой (Поршаков и др., 20176, 2021).

45. *E. eversmanni* Zemskaia, 1955. Места обнаружения: Дергачевский, Ершовский, Краснокутский, Краснопартизанский, Марковский, Новоузенский, Озинский, Перелюбский, Питерский, Советский, Федоровский и Энгельсский районы, где собран с хомячка Эверсмана (Давидович, 1968).

46. *E. macedonicus* Hirst, 1921. Найден на слепыше обыкновенном, без указания районов (Брегетова, 1956).

47. *E. meridianus* Zemskaia, 1955. Места обнаружения: Дергачевский, Ершовский, Краснокутский, Краснопартизанский, Новоузенский, Озинский, Перелюбский, Питерский, Советский и Федоровский районы, где был собран с обыкновенной полевки (Давидович, 1968).

Род *Gaeolaelaps* Evans et Till, 1966

48. *Gaeolaelaps aculeifer* (Canestrini, 1884). Места обнаружения: Балаковский, Духовницкий, Ивантеевский, Красноармейский, Пугачевский, Саратовский и Хвалынский районы. Объекты сбора: подснежное гнездо полевки обыкновенной, гнездо береговой ласточки, малая лесная мышь (Давидович, 1968; Кондратьев, 2020).

49. *G. expolitus* (Berlese, 1904). Обнаружен в Красноармейском районе в гнезде береговой ласточки (Кондратьев и др., 2021).

Род *Hyperlaelaps* Zachvatkin, 1948

50. *Hyperlaelaps amphibius* (Zachvatkin, 1948). Места обнаружения: во всех районах области, кроме Александрово-Гайского. Собран с обыкновенной и рыжей полевки, полевой мыши, водяной полевки, хомячка Эверсмanna (Давидович, 1968).

51. *H. microti* (Ewing, 1933). Места обнаружения – все районы области. Объекты сбора: полевка обыкновенная, полевка общественная, полевка рыжая, полевка водяная, мышь домовая, мышь лесная малая, мышь полевая, мышь желтогорлая, пеструшка степная (Давидович, 1968; Поршаков и др., 2017б).

Род *Hypoaspis* Canestrini, 1884

52. *Hypoaspis* sp. Найден в подснежном гнезде полевки обыкновенной в Хвалынском районе (Поршаков и др., 2021).

53. *H. heselhausi* Oudemans, 1912. Впервые обнаружен в 1966 г. в пойме р. Б. Иргиз на домовой и малой лесной мышах. Места обнаружения: Александрово-Гайский, Балаковский, Вольский, Духовницкий, Ивантеевский, Новобурасский, Петровский, Пугачевский и Хвалынский районы. Объекты сбора: полевка рыжая, мыши домовая, лесная малая, желтогорлая, суслик малый, белозубка малая, подснежное гнездо полевки обыкновенной, гнездо ласточки береговушки (Давидович, 1968; Поршаков и др., 2017б; Аникин и др., 2021).

Род *Laelaps* Koch, 1836

54. *Laelaps agilis* Koch, 1836. Места обнаружения: все районы области. Объекты сбора: полевка обыкновенная, полевка общественная, полевка рыжая, полевка водяная, мышь домовая, мышь лесная малая, мышь полевая, мышь желтогорлая, пеструшка степная, хомячок Эверсмanna и бурозубка обыкновенная (Давидович, 1968; Поршаков и др., 2017в).

55. *L. algericus* Hirst, 1925. Места обнаружения: Александрово-Гайский, Аркадакский, Базарно-Карабулакский, Балашовский, Балтайский, Вольский, Воскресенский, Духовницкий, Екатериновский, Красноармейский, Новобурасский, Петровский, Пугачевский, Ровенский, Романовский, Ртищевский, Саратовский, Турковский и Хвалынский районы. Встречается на многих видах мелких млекопитающих. Объекты сбора: полевка обыкновенная, полевка общественная, полевка рыжая, полевка водяная, мышь домовая, мышь лесная малая, мышь полевая, мышь желтогорлая, пеструшка степная, хомячок серый, хомячок Эверсмanna, белозубка малая, подснежное гнездо полевки обыкновенной (Давидович, 1968; Поршаков и др., 2017б; Корнеев и др., 2022).

56. *L. clethrionomydis* Lange, 1955. Места обнаружения: Аркадакский, Аткарский, Базарно-Карабулакский, Балашовский, Балтайский, Вольский, Воскресенский, Екатерининский, Калининский, Красноармейский, Лысогорский, Новобурасский, Петровский, Романовский, Ртищевский, Самойловский, Саратовский, Татищевский, Турковский и Хвалынский районы. Собран с полевки рыжей, мышей – лесной малой и полевой, сони лесной (Давидович, 1968).

57. *L. hilaris* Koch, 1836. Места обнаружения – все районы области. Объекты сбора: полевка обыкновенная, полевка рыжая, полевка водяная, мышь домовая, мышь лесная малая, мышь полевая, мышь желтогорлая, хомячок серый, бурозубка обыкновенная (Давидович, 1968; Поршаков и др., 2017б).

58. *L. jettmari* Vitzthum, 1930. Места обнаружения: Александрово-Гайский, Аркадакский, Аткарский, Базарно-Карабулакский, Балашовский, Балтайский, Вольский, Воскресенский, Екатерининский, Калининский, Красноармейский, Лысогорский, Новоузенский, Петровский, Романовский, Ртищевский, Самойловский, Саратовский, Советский, Татищевский и Хвалынский районы. Объекты сбора: мышь лесная малая, полевка водяная, хомячок серый (Давидович, 1968; Поршаков и др., 2017б).

59. *L. muris* (Ljungh, 1799). Места обнаружения: все районы области. Собран с обыкновенной, рыжей и водяной полевки, домовой, лесной малой, полевой, желтогорлой мышей, а также с хомячка Эверсмана (Давидович, 1968).

60. *L. pavlovskiyi* Zakhvatkin, 1948. Места обнаружения: Дергачевский, Ершовский, Красноармейский, Краснокутский, Краснопартизанский, Новоузенский, Озинский, Перелюбский, Питерский, Советский и Федоровский районы. Паразит мелких грызунов. Собран с лесной малой, полевой и желтогорлой мышей (Давидович, 1968).

Род *Myonyssus* Tiraboschi, 1904

61. *Myonyssus gigas* (Oudemans, 1912). Места обнаружения: Аткарский, Воскресенский, Лысогорский, Ровенский, Саратовский и Татищевский районы. Собран с лесной малой, полевой и желтогорлой мышей (Давидович, 1968).

62. *M. rossicus* Bregetova, 1956. Места обнаружения: Аркадакский, Аткарский, Базарно-Карабулакский, Балашовский, Балтайский, Вольский, Воскресенский, Екатерининский, Калининский, Красноармейский, Новобурасский, Петровский, Романовский, Ртищевский, Самойловский, Саратовский, Турковский и Хвалынский районы. Собран с лесной малой, полевой и желтогорлой мышей, с полевки водяной, а также из подснежного гнезда обыкновенной и рыжей полевки (Давидович, 1968; Поршаков и др., 2017б).

Род *Ondatralaelaps* Evans et Till, 1965

63. *Ondatralaelaps multispinosa* (Banks, 1909). Места обнаружения: Александрово-Гайский район на ондатре (Поршаков и др., 2017б).

Род *Hypoaspisella* Bernhard, 1962

64. *Hypoaspisella lubrica* (Oudemans et Voigts, 1904). Впервые найден в Самойловском районе в 1959 г. на домовых мыши. Места обнаружения: Александрово-Гайский, Аркадакский, Аткарский, Балашовский, Екатериновский, Калининский, Красноармейский, Лысогорский, Ровенский, Романовский, Самойловский, Саратовский и Хвалынский районы. Объекты сбора: обыкновенная и общественная полевки, домовая и лесная малая мышь, хомячок серый, а также гнездо ласточки береговушки (Давидович, 1968; Кондратьев, 2019).

Род *Stratiolaelaps* Berlese, 1916

65. *Stratiolaelaps miles* (Berlese, 1892). Места обнаружения: Александрово-Гайский, Саратовский и Хвалынский районы. Объекты сбора: полевка общественная и гнездо ласточки береговушки (Поршаков и др., 2017; Кондратьев, 2020).

Сем. Macronyssidae Oudemans, 1936

Род *Macronyssus* Kolenati, 1858

66. *Macronyssus crosbyi* (Ewing et Stover, 1915). Обнаружен в Перелюбском районе на ночнице прудовой (Поршаков и др., 2007).

67. *M. flavus* (Kolenati, 1856). Места обнаружения: Воскресенский, Красноармейский, Лысогорский, Новобурасский, Перелюбский и Саратовский районы. Хозяева: ночница прудовая, нетопырь лесной, нетопырь карлик, вечерница рыжая, кожан двухцветный, ночница водяная и ушан бурый (Поршаков и др., 2007).

68. *M. granulosus* (Kolenati, 1856). Найден в Новобурасском районе на ночнице водяной (Поршаков и др., 2007).

69. *M. kolenatii* (Oudemans, 1902). Собран с ушана бурого в Лысогорском районе (Поршаков и др., 2007).

Род *Ornithonyssus* Sambon, 1928

70. *Ornithonyssus sylviarum* (Canestrini et Fanzago, 1877). Отмечен для территории Саратовской области без указания района и хозяина (Брегетова, 1956; Бутенко, 1962).

71. *O. bacoti* (Hirst, 1913). Места обнаружения: Аркадакский, Аткарский, Балашовский, Балашовский, Вольский, Воскресенский, Духовницкий, Екатериновский, Ивanteevский, Калининский, Красноармейский, Лысогорский, Марковский, Пугачевский, Ровенский, Романовский, Саратовский, Самойловский, Советский и Энгельсский районы. Хозяева: полевка общественная, полевка рыжая, полевка-экономка, мышь домовая, мышь лесная малая, мышь полевая, мышь желтогорлая, суслик крапчатый, ночница водяная (Давидович, 1968; Поршаков и др., 2021).

Род *Ophionyssus* Megnin, 1884

72. *Ophionyssus saurorum* (Oudemans, 1901). Паразит ящериц. Отмечен для территории Саратовской области без указания района и хозяина (Брегетова, 1956).

Род *Steatonyssus* Kolenati, 1858

73. *Steatonyssus spinosus* Willmann, 1936. Найден в Красноармейском районе Саратовской области на вечернице рыжей (Поршаков и др., 2021).

74. *S. periblepharus* Kolenati, 1858. Места обнаружения: Красноармейский, Новобурасский, Перелюбский и Саратовский районы. Хозяева: ночница прудовая, ночница водяная, нетопырь лесной, нетопырь-карлик, нетопырь средиземноморский (Поршаков и др., 2007).

Сем. Spinturnicidae Oudemans, 1901

Род *Spinturnix* von Heyden, 1826

75. *Spinturnix acuminata* (Koch, 1836). Места обнаружения: Красноармейский и Лысогорский районы. Хозяева: вечерница рыжая, ушан бурый (Поршаков и др., 2007).

76. *S. bakeri* Rudnick, 1960. Найден в Саратовском районе на средиземноморском нетопыре (Поршаков и др., 2007).

77. *S. kolenatii* Oudemans, 1910. Найден в Новобурасском районе на ночнице водяной (Поршаков и др., 2007).

78. *S. myoti* (Kolenati, 1856). Места обнаружения: Новобурасский и Саратовский районы. Собран с ночницы прудовой, ночницы водяной и нетопыря средиземноморского (Поршаков и др., 2007).

79. *S. mystacina* (Kolenati, 1857). Найден в Новобурасском районе на водяной ночнице (Поршаков и др., 2007).

80. *S. nobleti* Deunff, Volleth, Keller et Aellen, 1990. Найден в Саратовском районе на прудовой ночнице (Поршаков и др., 2007).

81. *S. plecotina* (Koch, 1839). Места обнаружения: Лысогорский и Саратовский районы. Хозяева: ночница прудовая, ушан бурый (Давидович, 1968; Поршаков и др., 2007).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, согласно проведенному анализу, на территории Саратовской области обитает 81 вид гамазовых клещей, которые относятся к 41 роду из 20 семейств. Кроме того, для ряда клещей можно указать только надвидовую таксономическую принадлежность. Большинство видов клещей относится к паразитам, среди которых численно преобладают факультативные и облигатные гематофаги. Они способны в своем организме переносить и определенное время сохранять опасных для человека возбудителей трансмиссивных болезней. Среди гамазовых клещей, обнаруженных на территории Саратовской области, преобладают виды с ареалами космополитического или широкого палеарктического типа. Можно предположить, что представленный выше список видов далеко не окончателен и при последующем изучении гамазовых клещей области этот список, несомненно, будет расширен.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках НИР 77-1-19 «Совершенствование методов прогнозирования и неспецифической профилактики природно-очаговых инфекционных болезней бактериальной, риккетсиозной и вирусной этиологии на территории Российской Федерации (2018–2022)». Номер гос. учета НИОКТР АААА-А19-119011090020-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аникин В.В., Астахов Д.М., Воронин М.Ю. и др. 2021. Членистоногие национального парка «Хвалынский». Саратов, Общество с ограниченной ответственностью «Амирит», 348 с. [Anikin V.V., Astakhov D.M., Voronin M.Yu. [et al.] 2021. Arthropods of the Khvalynsky National Park. Saratov, Limited Liability Company «Amirit», 348 pp. (in Russian)].
- Брегетова Н.Г. 1956. Гамазовые клещи (Gamasoidea): краткий определитель. Москва – Ленинград, Академия наук СССР, 247 с. [Bregetova N.G. 1956. Gamas mites (Gamasoidea): a brief definition. Moscow – Leningrad, Academy of Sciences of the USSR, 247 p. (in Russian)].
- Бутенко О.М. 1962. Обзор гамазидных клещей (Gamasoidea, Parasitiformes), связанных с птицами. В: Труды Окского государственного заповедника, Вологда: Вологодское книжное издательство, 353–385. [Butenko O.M. 1962. A review of gamasoid mites (Gamasoidea, Parasitiformes) associated with birds. In: Proceedings of the Oka State Journal, Vologda: Vologda Book Publishing House: 353–385. (in Russian)].
- Давидович В.Ф. 1959. Многолетние колебания численности водяной полевки и ее контакт с другими животными в природном очаге туляремии Саратовской области // Десятое совещание по паразитологическим проблемам и природно-очаговым болезням: тез. докл. Москва – Ленинград, Академия наук СССР, 8–9. [Davidovich V.F. 1959. Long-term fluctuations in the number of water voles and their contact with other animals in the natural focus of tularemia in the Saratov region. In: Tenth meeting on parasitological problems and natural focal diseases: tez. dokl. Moscow – Leningrad, Academy of Sciences of the USSR, 8–9. (in Russian)].
- Давидович В.Ф. 1966. Ландшафтно-географические особенности фауны гамазовых клещей мышевидных грызунов Саратовской области. Первое акарологическое совещание АН СССР: тез. докл. Москва – Ленинград, Наука, 76–77 [Davidovich V.F. 1966. Landscape and geographical features of the fauna of gamaz mites of mouse-like rodents of the Saratov region. The first Acarological meeting of the USSR Academy of Sciences: tez. dokl. Moscow – Leningrad, Nauka, 76–77. (in Russian)].
- Давидович В.Ф. 1968. Экологические факторы природной очаговости туляремии в Саратовской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 18 с. [Davidovich V.F. 1968. Environmental factors of the natural foci of tularemia in the Saratov region. Autoref. dis. ... cand. biol. sciences. Saratov, 18 p. (in Russian)].
- Давидович В.Ф., Игонина И.Л. 1957. К экологии водяной полевки в пойме р. Волги Саратовской области. В кн.: Грызуны и борьба с ними. Саратов, вып. 5, 175–189. [Davidovich V.F., Igonina I.L. 1957. On the ecology of the water vole in the floodplain of the Volga River in the Saratov region. In: Rodents and the fight against them. Saratov, Issue 5, 175–189. (in Russian)].
- Засухин Д.Н., Федоров Н.С., Боженко В.П., Тифлов В.Е. 1930. К познанию фауны Tabanidae (Diptera, Brachicida) Юго-Востока РСФСР. Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии 9 (2): 401–405. [Zasuhin D.N., Fedorov N.S., Bozhenko V.P., Tiflov V.E. 1930. K poznaniyu fauny Tabanidae (Diptera, Brachicida) Jugo-Vostoka RSFSR. Vestnik mikrobiologii, epidemiologii i parazitologii 9 (2): 401–405. (in Russian)].

- Земская А.А. 1973. Паразитические гамазовые клещи и их медицинское значение. М., Медицина, 166 с. [Zemskaya A.A. 1973. Parasitic gamase mites and their medical significance. M.: Medicine, 166 p. (in Russian)].
- Козловский П.Н. 1951. К вопросу изучения паразитофауны рептилий Саратовской области. Уч. зап. Саратовского пед. ин-та 16: 101–105. [Kozlovsky P.N. 1951. On the issue of studying the parasitofauna of reptiles in the Saratov region. Saratov, pedagogical institute. 16: 101–105. (in Russian)].
- Кондратьев Е.Н. 2019. К фауне гамазовых клещей гнезд береговой ласточки (*Riparia riparia* Linnaeus, 1758) Саратовской области. Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье 16: 90–92. [Kondratyev E.N. 2019. To the mites fauna of sand martin (*Riparia riparia* Linnaeus, 1758) nests of Saratov Province. Entomological and parasitological investigations in Volga region 16: 90–92. (in Russian)].
- Кондратьев Е.Н. 2020. Состав гамазовых клещей (Acari: Mesostigmata: Gamasina) в гнездах береговой ласточки *Riparia riparia* (L.) на Севере Нижнего Поволжья. В кн.: Материалы Международного молодежного научного форума «ЛОМОНОСОВ-2020». Режим доступа: https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2020/data/19236/105749_uid442078_report.pdf (31 августа 2022)
- Кондратьев Е.Н., Корнеев М.Г., Поршаков А.М., Матросов А.Н. 2021. Гамазовые клещи гнезд береговой ласточки (*Riparia riparia* (Linnaeus, 1758)) на территории Саратовской области. Паразитология 55 (4): 346–352. [Kondratyev E.N., Korneev M.G., Porshakov A.M., Matrosov A.N. 2021. Gamaz mites of the nests of the coastal swallow (*Riparia riparia* (Linnaeus, 1758)) on the territory of the Saratov region. Parasitology 55 (4): 346–352. (in Russian)].
- Корнеев М.Г., Поршаков А.М., Чекашов В.Н. 2022. Гамазовые клещи (Mesostigmata: Gamasina), обнаруженные в нежилых подснежных гнездах обыкновенной полевки *Microtus arvalis* s. l. (Rodentia: Cricetidae) на территории Духовницкого района Саратовской области. Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология 22 (2): 170–176. [Korneev M.G., Porshakov A.M., Chekashov V.N. 2022. Gamaz mites (Mesostigmata: Gamasina) found in non-residential snow-covered nests of the common vole *Microtus arvalis* s. l. (Rodentia: Cricetidae) on the territory of the Dukhovnitsky district of the Saratov region. News of Saratov University. A new series. Series: Chemistry. Biology. Ecology 22 (2): 170–176. (in Russian)].
- Корнеев М.Г., Поршаков А.М., Яковлев С.А., Матросов А.Н., Сажнев А.С. 2020. Членистоногие – обитатели нор береговой ласточки *Riparia riparia* (Linnaeus, 1758) (Aves: Hirundinidae) на территории Саратовской области. Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология 20 (2): 189–199. [Korneev M.G., Porshakov A.M., Jakovlev S.A., Matrosov A.N., Sazhnev A.S. 2020. Arthropods – inhabitants of burrows of the Sand martin *Riparia riparia* (Linnaeus, 1758) (Aves: Hirundinidae) on the territory of the Saratov Province. Izvestiya of Saratov University. New series: Chemistry, Biology. Ecology 20 (2): 189–199. (in Russian)].
- Поршаков А.М., Корнеев М.Г., Чекашов В.Н., Шилов М.М. 2018. Гамазовые клещи как сочлены гнездово-норовых микробиоценозов мышевидных грызунов Саратовской области. Danish Scientific journal. 9 (2): 10–13. [Porshakov A.M., Korneev M.G., Chekashov V.N., Shilov M.M. 2018. Gamase mites as joints of nest-burrowing microbiocenoses of mouse-like rodents of the Saratov region. Danish Scientific journal 9 (2): 10–13. (in Russian)].
- Поршаков А.М., Корнеев М.Г., Кондратьев Е.Н. 2021. Гамазовые клещи (Gamasina) Саратовской области. Свидетельство о регистрации базы данных 2021621984, 17.09.2021. Заявка № 2021621873 от 09.09.2021. [Porshakov A.M., Korneev M.G., Kondratyev E.N. 2021. Gamasine ticks (Gamasina) Saratov region. Certificate of registration of the database 2021621984, 17.09.2021. Application No. 2021621873 dated 09.09.2021 (in Russian)].

- Поршаков А.М., Курняева А.Д. 2017. Гамазовые клещи мелких млекопитающих Хвалынского района Саратовской области, собранные в апреле 2017 года. В кн.: Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье 14: 53–56. [Porshakov A.M., Kurnyaeva A.D. 2017. Gamase mites of small mammals of the Khlvalynsky district of the Saratov region, collected in April 2017. In: Entomological and parasitological studies in the Volga region 14: 53–56. (in Russian)].
- Поршаков А.М., Ламихов А.М., Озерова Р.А. 2007. Паразитоценоз рукокрылых Саратовской области. Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье 6: 139–140. [Porshakov A.M., Lamikhov A.M., Ozerova R.A. 2007. Parasitocenosis of bats of the Saratov region. Entomological and parasitological studies in the Volga region 6: 139–140. (in Russian)].
- Поршаков А.М., Чекашов В.Н., Захаров К.С. 2017а. Гамазовые клещи мелких млекопитающих Красноармейского района Саратовской области. Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология 17 (4): 405–409. [Porshakov A.M., Chekashov V.N., Zakharov K.S. 2017. Gamaz mites of small mammals of the Krasnoarmeysky district of the Saratov region. News of Saratov University. A new series. Chemistry series. Biology. Ecology 17 (4): 405–409. (in Russian)].
- Поршаков А.М., Яковлев С.А., Курняева А.Д. 2017б. Гамазовые клещи мелких млекопитающих полупустынной зоны Саратовского Заволжья. Паразитология 51 (2): 132–142. [Porshakov A.M., Yakovlev S.A., Kurnyaeva A.D. 2017. Gamasid mites of small mammals in the semi-desert territories of the Saratov trans-volga region. Parazitologiya 51 (2): 132–142. (in Russian)].
- Турцева М.А. 2008. Краткий обзор видов членистоногих, связанных со средой обитания человека в Саратове (2006–2008 гг.). Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье 7: 80–83. [Turtseva M.A. 2008. A brief overview of arthropod species associated with the human habitat in Saratov (2006–2008). Entomological and parasitological studies in the Volga region 7: 80–83. (in Russian)].
- Учебно-краеведческий атлас Саратовской области [Карты] / Авт. В.В. Аникин и др.; Отв. ред. В.З. Макаров. Саратов, Саратовский ун-т, 2013, 1 атл. (143 с.) [Institutio et historiae localis atlas regionis Saratov / Auth. V.V. Anikin et al.; Rel. Editio V.Z. Makarov. Saratov, Universitatis Saratov, 2013, 1 atl. (143 pp.)].
- Beaulieu F., Dowling A.P., Klompen H., De Moraes G.J., Walter D.E. 2011. Superorder Parasitiformes Reuter, 1909. In: Zhang, Z.-Q. (ed.). Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa. Auckland, Magnolia Press, Vol. 3148, 123–128. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3148.1.23>
- Demite P.R., Moraes G.J., de Murthy J.A., Denmark H.A., Castilho R.C. 2023. Phytoseiidae Database. Режим доступа: www.lea.esalq.usp.br/phytoseiidae (01.03.2023)
- de Moraes G.J., Britto E.P., Mineiro J.L.D.C., Halliday B. 2016. Catalogue of the mite families Ascidae Voigts & Oudemans, Blattisociidae Garman and Melicharidae Hirschmann (Acari: Mesostigmata). Zootaxa 4112 (1): 1–299. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4112.1.1>
- de Moraes G.J., Moreira G.F., Freire R.A.P., Beaulieu F., Klompen H., Halliday B. 2022. Catalogue of the free-living and arthropod-associated Laelapidae Canestrini (Acari: Mesostigmata), with revised generic concepts and a key to genera. Zootaxa 5184 (1): 1–509. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5184.1.1>
- Mašán P., Halliday B. 2014. Review of the mite family Pachylaelapidae (Acari: Mesostigmata). Zootaxa 3776 (1): 1–66. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3776.1.1>
- Mašán P., Özbek H.H., Fend'a P. 2016. Two new species of *Pachylaelaps* Berlese, 1888 from the Iberian Peninsula, with a key to European species (Acari, Gamasida, Pachylaelapidae). ZooKeys 603: 71–95. <https://doi.org/10.3897/zookeys.603.9038>
- Lundqvist L. 2023. Mesostigmata. Fauna Europaea Ver 2.6. Режим доступа: www.fauna-eu.org (1.03.2023)

AN ANNOTATED CHECKLIST OF MITE SPECIES
(MESOSTIGMATA, GAMASINA) ASSOCIATED WITH SMALL MAMMALS,
BIRDS AND REPTILES IN SARATOV PROVINCE

A. M. Porshakov, M. G. Korneev, E. N. Kondratev

Keywords: mites, Gamasina, Saratov Province

SUMMARY

In this paper, we provide a catalogue of mite species (Gamasina) recorded in Saratov Province in 1929–2022. As a result of the analysis of the currently available information, an electronic dataset has been created on mites, which includes information about 38 districts of Saratov Province. The database contains materials (81 species, 41 genera and 20 families) on the habitats and locations where mites occurred and provides a comprehensive list of literature related to the fauna of Saratov Province.

УДК 576.895.421:

**О ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ПЕРИОДА АКТИВНОСТИ
DERMACENTOR RETICULATUS (FABRICIUS, 1794)
(PARASITIFORMES, IXODIDAE)
В ТАЁЖНОЙ ЗОНЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

© 2023 г. В. Н. Романенко*

Биологический институт Томского государственного университета,
кафедра зоологии беспозвоночных,
пр. Ленина, 36, Томск, 634050 Россия
*e-mail: vnremont@mail.ru

Поступила в редакцию 17.01.2023 г.

После доработки 04.04.2023 г.

Принята к публикации 15.04.2023 г.

Иксодовый клещ *Dermacentor reticulatus* (Fabricius 1794) имеет одногодичный жизненный цикл. Считается, что взрослые особи обладают исключительной долговечностью, могут зимовать неоднократно и у них наблюдается летняя диапауза в июле. Нами в течение 5 летних сезонов проводилось мечение неповторяющейся групповой меткой всех клещей, улавливаемых флагом размером 60 × 120 см. В сумме поместили 2013 клещей. Наибольшее количество помеченных клещей встречается в течение первого месяца (319 особей). В последующее время, со второго по девятый месяцы после мечения, отмечены в среднем 16.6 ± 2.72 (от 1 до 28 клещей), с десятого по 13-й месяц – в среднем 4.5 ± 1.8 особи. Около года (от 12 до 13 месяцев) прожило 15 особей. Последний меченый клещ найден через 463 дня после выпуска в природу. По-видимому, в таёжной зоне *Dermacentor reticulatus* не способны зимовать дважды, так как все перезимовавшие клещи (80 особей), согласно меткам, зимовали однократно.

Ключевые слова: мечение, луговой клещ, продолжительность активности, диапауза, зимовка.

DOI: 10.31857/S0031184723030043, **EDN:** FUDAPC

Все клещи рода *Dermacentor* характеризуются треххозяинным типом развития. Общей особенностью видов рода *Dermacentor* является короткий летний период существования голодных личинок и нимф, не способных к длительному голоданию из-за отсутствия у них поведенческой диапаузы (Белозеров, 1991). Поэтому клещи этого рода имеют одногодичный цикл развития. Кроме того, у них отмечена исключительная долговечность взрослых особей, которые могут зимовать неоднократно

(Разумова, 1998). Например, небольшая часть (до 5%) особей вида *Dermacentor reticulatus* (Fabricius 1794), по данным Олсуфьева (1953), способна жить во взрослом состоянии до четырёх лет. Считается, что активизирующиеся весной и осенью клещи представляют смесь разновозрастных особей не менее трех поколений. Клещ *Dermacentor reticulatus*, в отличие от других видов рода *Dermacentor*, проникает наиболее далеко на север и встречается в таёжной зоне (Якименко и др., 2013). У взрослых клещей, в июле наблюдается летняя неактивность голодных особей и диапауза у особей, напившихся в июне начале июля. Вследствие этого зимуют сытые самки вместе с голодными. Весной они откладывают яйца одновременно с особями, напившимися при наступлении тепла в новом году, т.е. вместе с теми, кто зимовал в голодном состоянии. Тем не менее о продолжительности жизни в северных частях ареала *D. reticulatus* сведений нет. Имеются только данные Наумова (2003), который в лабораторных условиях определил возможную продолжительность жизни *Ixodes persulcatus* (Schulze, 1930) и *I. ricinus* L., 1758.

Прокормителями взрослой фазы развития клещей рода *Dermacentor* являются крупные местные животные. В пределах ареала обитания этого рода клещей прокормителями могут быть различные виды копытных, хищников и других относительно крупных животных. Около населенных пунктов основными прокормителями являются домашние животные (коровы, овцы, козы, а в окрестностях крупных городов – собаки), благодаря которым создается очень высокая численность клещей на территориях, используемых по выпасы (Лебедев, 1957; Данчинова, 1990; Романенко и др., 2017).

Личинки и нимфы клещей кормятся на более мелких животных, главным образом на мелких грызунах и зайцах. Конкретный видовой состав прокормителей зависит от района обитания представителей рода *Dermacentor*. В некоторых местах хорошими прокормителями могут быть птицы, гнездящиеся на земле или собирающие там корм (Филиппова, 1997). Период активности преимагинальных фаз развития клещей довольно строго ограничен определенным периодом теплого периода года. Для средней полосы России на грызунах личинки встречаются с начала лета по июль, а нимфы – с середины июня по конец августа.

Клещи рода *Dermacentor* – активные переносчики природно-очаговых инфекций вирусной природы, бактериальной и простейших (Балашов, 1995, 1998; Филиппова, 1997). Клещи способны передавать вирусы своим потомкам не только трансфазно, но и трансвариально. Зафиксировано участие клещей в распространении вируса Омской геморрагической лихорадки, клещевого энцефалита и ряда других арбовирусных болезней, встречающихся за пределами России (Бабенко, Рерберг, 1968; Наумов, Гутова, 1979; Ястребов, Решетникова, 1990 и др.). Клещи рода *Dermacentor* – активные переносчики риккетсиозов, в частности, лихорадки Ку, клещевого сыпного тифа

Северной Азии и так далее. Иксодовые клещи, в т.ч. представители рода *Dermacentor*, считаются важнейшими переносчиками анаплазм – возбудителя кровепаразитарных, лихорадочных заболеваний крупного рогатого скота, а также овец и коз (Балашов, 1995, 1998; Филиппова, 1997).

Целью исследования было определение продолжительности жизни клещей *D. reticulatus* в северной части его ареала в лесной зоне Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В весенний и осенний периоды активности клещей мы отлавливали их на стандартный флаг, используемый для учёта численности иксодид. Общая протяженность тропы, вдоль которой собирали клещей, составляла 950 м. Тропа располагалась на некрутом склоне невысокой возвышенности южной экспозиции. Возвышенность находится на южной окраине г. Томска на расстоянии 1 км от правого берега р. Томь и на расстоянии 0.5 км южнее от жилых домов. Склон покрыт редким кустарником и отдельно растущими берёзами. Координаты начала 56°26.569' N, 084°59.772' E, конца тропы 56°26.711' N, 085°00.228' E. У подножья склона находится большой гаражный комплекс.

Пойманных особей метили неповторяющейся меткой, затем выпускали на полосу, которая была охвачена флагом и которая находилась, сбоку от учётной тропы. Периодичность отлова составляла от трёх до семи дней в зависимости от погодных условий. Сбор клещей проводили только в сухую погоду, без осадков. Клещи из каждого сбора имели свою метку, которая не повторялась в течение двух лет. Меткой служил один удалённый членик или несколько удалённых члеников на одной из ног (кроме ног первой пары, где расположен орган Галлера, важнейший орган хеморецепции иксодовых клещей). Этот способ мечения клещей нами уже применялся при исследовании *Ixodes pavlovskiy* Pomerantzev, 1946 (Romanenko et al., 2016).

При первом отлове для мечения клещей у них удаляли только лапку второй пары ног слева, во время второго отлова удаляли лапку третьей ноги слева, и так по кругу. Таким способом каждый день сбора был помечен своей меткой. Удаляя только первый членик ног, мы получали шесть меток. При седьмом сборе клещей их метили, отрезая два первых членика на второй ноге слева и так далее по кругу. Обрезая постепенно определённое количество члеников на шести ногах, мы могли получить 24 метки за сезон активности клещей. Но обычно из-за увеличения срока между метками за сезон удавалось использовать только 19–22 меток.

При мечении мы обязательно использовали налобную лупу с 8-кратным увеличением. Ампутацию члеников осуществляли с помощью мини- скальпеля, изготовленного из препаровальной иглы. Проведённые ранее подобное мечение клещей *I. pavlovskiy* показало, что удаление члеников ног заметного влияния на продолжительность жизни не оказывает. В специальных опытах клещи без заметного сокращения жизни выдерживали до четырёх последовательных меток. В нашем исследовании за пятилетний период отловлен всего один клещ с четырьмя метками.

Если собранные нами клещи уже имели метку, мы использовали метку соответствующую дате повторного отлова, и снова выпускали клещей на полосу отлова, т.е. на траву рядом с тропой.

Данная методика мечения не повторяющимися метками позволяла относительно точно определять количество дней, прошедших от даты первой метки до даты второй метки, третьей и т.д., и выявлять продолжительность жизни клещей, в т.ч. и перезимовавших особей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Количество помеченных клещей в районе опытной тропы каждый год было разным, вероятно, из-за различий в погодных условиях и изменения численности и активности основных прокормителей – бродячих собак, количество которых в близлежащих гаражах от года к году менялось от 5 до 20 особей. В 2018 г. сборы клещей начали с опозданием – в середине мая, и за сезон удалось отловить и пометить – 268 особей (табл. 1).

Таблица 1. Количество *Dermacentor reticulatus*, помеченных однократно, многократно и перезимовавших

Table 1. The number of *Dermacentor reticulatus* ticks marked once, repeatedly, and the number of wintering ticks

Меченые клещи					Перезимовало меченых в зимний период годов
в тёплый период	первый раз	второй раз	третий раз	четвёртый раз	
2018 г.	268	55	1	0	2018–2019 гг: 11 особей
2019 г.	209	41	1	0	
2020 г.	760	203	35	3	2019–2020 гг: 31 особь
2021 г.	465	80	11	2	2020–2021 гг: 24 особи
2022 г.	311	49	4	0	2021–2022 гг: 14 особей

В течение пятилетнего исследования в сумме пометили 2013 особей *Dermacentor reticulatus*. Из них второй раз поймали и снова пометили 428 клещей, повторно же ежегодно в среднем отлавливали $19.96 \pm 1.89\%$. В третий раз поймали 52 особи, в среднем по $8.84 \pm 3.06\%$ особей ежегодно, в четвёртый раз – 5 особей или в среднем $1.0 \pm 0.63\%$ (табл. 1). Из этого следует, что вторичные находки помеченных клещей не бывают частыми. Это происходит, вероятно, по причине несовпадения времени

или дней активности со временем отлова, т.к. все клещи периодически уходят в подстилку для восполнения потери влаги (Балашов, 1960). Кроме того, возможен и вынос их с учётной полосы при их зацеплении за прокормителя. Нельзя исключать и вероятность их естественной гибели. Все эти факторы показывают, что количество повторно пойманных клещей не может быть равно количеству помеченных. При этом вероятность найти иксодид в третий и четвёртый раз должна составлять небольшую долю от первично помеченных особей.

Перезимовавших клещей отловлено немного, в пределах от 3.01 в 2022 до 14.83% в 2020 г. от помеченных в предшествующие весенне-летний и осенний периоды активности (табл. 1), в среднем по $6.3 \pm 2.85\%$ ежегодно.

Определяя даты первой и последующих меток, можно выявить продолжительность их активности, что отражает относительно точно продолжительность жизни каждой особи в районе исследования. Наиболее часто после первого нанесения меток клещей отлавливали в течение первых 30 дней, всего в этот период поймали и поместили 319 клещей. В течение второго месяца после мечения встретили всего 19 особей, в течение третьего месяца – 14, в течение – четвёртого – 28 (вероятно за счёт активировавшихся осенью). Через пять месяцев – 16, через шесть – 1, через семь – 21. Через восемь и девять месяцев – 19 и 15 особей, соответственно. В течение 12 и 13 месяцев найдено всего 18 живых, активных иксодид. Из них немногим более года, от 370 до 380 дней, прожили всего пять особей. Через 350–365 дней в сборах обнаружили семь иксодид. Около года, немногим менее 350 дней, прожили шесть клещей. Самым долгоживущим оказался клещ, который в последний раз был пойман на флаг через 463 дня после первого мечения.

Клещи не отлавливались в течение июля, за исключением 2021 г., когда было отловлено несколько особей. Поэтому можно считать, что они находились в состоянии летней диапаузы. Хотя некоторые акарологи считают, что в северной части ареала у этого клеща летняя диапауза может отсутствовать. В начале августа клещи выходили из летней неактивности, но их численность обычно была значительно ниже по сравнению с численностью в весенний период (Романенко и др., 2017).

Общее число перезимовавших клещей было относительно мало, всего 80 особей, хотя, судя по численности клещей, в начале сезона активности, их должно быть значительно больше. При этом зимовавшие клещи в большинстве случаев являлись, судя по нашим меткам, долгожителями и прожили более восьми месяцев.

Зимовавшие клещи, за редким исключением, были помечены в начальный период осенней активности, т.е. в период с 6 по 19 августа. Но последние клещи, из зимовавших, были помечены в конце периода активности, во время установления отрицательных температур. Как исключение, были собраны три особи, помеченные

в весенне-летний период активности 23 и 29 мая в 2020 г., и четыре особи, помеченные 27 мая и 15 июня в 2021 г.

Почти все клещи, которые перезимовали, были помечены однократно, в указанные выше сроки. Среди зимовавших клещей было всего пять особей, помеченных два раза и более.

Весной перезимовавших иксодид отлавливали вместе с немечеными особями нового поколения до конца этого периода активности. В осенний период активности перезимовавшие клещи не встречались.

Таким образом, проведенное исследование показало, что *D. reticulatus* не обладают большой продолжительностью жизни, в основной массе, клещи способны проявлять активность в течение до 30 дней (319 клещей). Иксодиды, прожившие от двух до девяти месяцев, встречались ежемесячно в количестве от 1 до 28 особей. Зимуют в основном клещи осенней активности. Клещей, зимовавших более одного раза в естественных условиях, где встреча с прокормителем ничем не ограничивалась, не находили. Продолжительность жизни более чем полтора года для *D. reticulatus* в северной части его ареала, вероятно, не характерна.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабенко Л.В., Рерберг М.С. 1968. Иксодовые клещи – переносчики клещевого энцефалита. Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге. М., 101–109. [Babenko L.V., Rerberg M.C. 1968. Iksodovye kleshchi – perenoschiki kleshchevogo entsefalita. Voprosy epidemiologii kleshchevogo entsefalita i biologicheskie zakonomernosti v ego prirodnom ochage. M., 101–109. (in Russian)].
- Балашов Ю.С. 1960. Водный баланс и поведение *Hyalomma asiaticum* в пустыне. Медицинская паразитология и паразитарные болезни (3): 313–320. [Balashov Yu.S. 1960. Vodnyi balans i povedenie *Hyalomma asiaticum* v pustyne. Meditsinskaja parazitologiya i parazitarnye bolezni (3): 313–320. (in Russian)].
- Балашов Ю.С. 1995. Взаимоотношения иксодовых клещей (Ixodidae) с возбудителями трансмиссивных инфекций позвоночных. Паразитология 29 (5): 337–352. [Balashov Yu.S. 1995. Relationships of ixodid (Ixodidea) ticks with agents of transmission diseases of vertebrates. Parazitologiya 29 (5): 337–352. (in Russian)].
- Балашов Ю.С. 1998. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций. СПб., Наука, 287 с. [Balashov Yu.S. 1998. Iksodovye kleshchi – parazity i perenoschiki infektsii. SPb., Nauka, 287 s. (in Russian)].
- Белозеров В.Н. 1991. Поведенческая диапауза у иксодовых клещей. Ориентация членистоногих. Томск, изд-во Томского университета, 93–95. [Belozеров V.N. 1991. Povedencheskaja diapauza u iksodovykh kleshchei. Orientatsiya chlenistonogikh. Tomsk, Izd-vo Tomskogo universiteta, 93–95. (in Russian)].
- Данчинова Г.А. 1990. Распределение иксодовых клещей в Прибайкалье. Успехи медицинской энтомологии и акарологии в СССР. Л., 86–87. [Danchinova G.A. 1990. Raspredelenie iksodovykh kleshchej v Pribajkalye. Uspechi meditsinskoi entomologii i akarologii v SSSR. L., 86–87. (in Russian)].

- Лебедев А.Д. 1957. Экология клеща *Dermacentor pictus* Herm. По наблюдениям в Западносибирской лесостепи. Зоологический журнал (7): 1016–1025. [Lebedev A.D. 1957. Ekologia kleshcha *Dermacentor pictus* Herm. po nabljudeniyam v Zapadnosibirskoi lesostepi. Zoologicheskii zhurnal (7): 1016–1025. (in Russian)].
- Наумов Р.Л. 2003. Продолжительность жизни лесного и таёжного клещей (Ixodidae), заражённых и не заражённых боррелиями группы Burgorferi. Паразитология 37 (6): 527–532. [Naumov R.L. 2003. Life longevity of sheep and taiga ticks and infected and non-infected with borreliae of the burgdorferi group. Parazitologiya 37 (6): 527–532 (in Russian)].
- Наумов Р.Л., Гутова В.П. 1979. Роль иксодовых клещей в очагах клещевого энцефалита. 10-я Всесоюзная конференция по природной очаговости болезней. Душанбе, 153–155. [Naumov R.L., Gutova V.P. 1979. Rol' iksodovykh kleshchei v ochagakh kleshchevogo entsefalita. 10-ya Vsesoyuznaya konferenciya po prirodnoi ochagovosti boleznei. Dushambe. 153–155. (in Russian)].
- Олсуфьев Н.Г. 1953. К экологии лугового клеща *Dermacentor pictus* Herm. Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М., изд-во Академии Медицинских наук СССР, т. 8, 49–98. [Olsufjev N.G. 1953. K ekologii lugovogo kleshcha *Dermacentor pictus* Herm. Voprosy kraevoi, obshej i eksperimental'noj parazitologii i meditsinskoj zoologii. M., Izdatelctvo Akademii Med. nauk USSR. 8: 49–98. (in Russian)].
- Разумова И.В. 1998. Активность клещей *Dermacentor reticulatus* Fabr. (Ixodidae) в природе. Медицинская паразитология и паразитарные болезни (4): 8–14. [Razumova I.V. 1998. Aktivnost' kleshchei *Dermacentor reticulatus* Fabr. (Ixodidae) v prirode. Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni (4): 8–14. (in Russian)].
- Романенко В.Н., Соколенко В.В., Максимова Ю.В. 2017. Локальное формирование высокой численности клещей *Dermacentor reticulatus* (Parasitiformes, Ixodidae) в Томске. Паразитология 51 (4): 345–353. [Romanenko V.N., Sokolenko V.V., Maksimova Yu.V. 2017. Local formation of high population density of *Dermacentor reticulatus* ticks (Parasitiformes, Ixodidae) in Tomsk. Parazitologiya 51 (4): 345–353. (in Russian)].
- Филиппова Н.А. 1997. Иксодовые клещи подсем. Amblyomminae. Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные. СПб., Наука, т. 4, вып. 5, 436 с. [Filippova N.A. 1997. Iksodovye kleshchi podsem. Amblyomminae. Fauna Rossii i sopredelnykh stran. Paukoobrasnye. Spb., Nauka, 4 (5): 436 s. (in Russian)].
- Якименко В.В., Малькова М.Г., Шпынов С.Н. 2013. Иксодовые клещи Западной Сибири: фауна, экология, основные методы исследования. Омск, Омский научный вестник. 240 с. [Jakimenko V.V., Maljkova M.G., Shpynov S.N. 2013. Iksodovye kleshchi Zapadnoi Sibiri: fauna, ekologiya, osnovnye metody issledovaniya. Omsk, Omskii nauchnyj vestnik. 240 s. (in Russian)].
- Ястребов В.К., Решетникова Т.А. 1990. Материалы по типизации природных очагов клещевого риккетсиоза Сибири и Дальнего Востока. Медицинская паразитология и паразитарные болезни (4): 15–17. [Jastrebov V.K., Rechetnikova T.A. 1990. Materialy po tipizatsii prirodnykh oshagov kleshchevogo ricketzioza Sibiri i Dal'nego Vostoka. Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni (4): 15–17. (in Russian)].
- Romanenko V., Leonovich S., Scherbakov M. 2016. Horizontal migrations of the tick *Ixodes pavlovskiy* toward a pedestrian walkway in an urban biotope (Tomsk, Western Siberia). Ticks and Tick-borne Diseases (7): 1035–1043.

ON THE DURATION OF THE ACTIVITY PERIOD
IN *DERMACENTOR RETICULATUS* (FABRICIUS, 1794)
(PARASITIFORMES, IXODIDAE)
TICKS IN THE TAIGA ZONE OF WESTERN SIBERIA

V. N. Romanenko

Keywords: tagging, meadow tick, duration of activity, diapause, wintering

SUMMARY

The ixodid tick *Dermacentor reticulatus* (Fabricius, 1794) possesses a one-year life cycle. It is believed that adults of this species demonstrate exclusive life expectancy, can winter repeatedly, and possess a summer diapause in July. During five summer seasons, the author had tagged all the ticks collected by flagging (flag 60×120) with unrepeated marks. On the whole, 2013 tick specimens were marked. The greatest number of marked ticks was observed in the first month (319 specimens), later, from 2nd to 9th months marked ticks were collected in numbers varying from 1 to 28 specimens (16.6 ± 2.72 on average), and since 9th to 13th months, 4.5 ± 1.8 specimens. 15 ticks lived for more than a year, and the last tagged tick was collected after 463 days after the start of the experiment. Apparently, *Dermacentor reticulatus* are unable to winter twice in the taiga zone, because all the wintered ticks (80 specimens), according to tags, had wintered only once.

УДК 576.895.42

**НАХОДКА *IXODES RICINUS* (L., 1758) (ACARI, IXODINAE)
ВЫШЕ СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЫ АРЕАЛА В РЕСПУБЛИКЕ КАРЕЛИЯ,
РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ**

© 2023 г. Д. Д. Федоров^а, Л. А. Григорьева^{а,*}

^а Зоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: Ludmila.Grigoryeva@zin.ru

Поступила в редакцию 06.03.2023 г.
После доработки 09.04.2023 г.
Принята к печати 17.04.2023 г.

Описана находка самки *Ixodes ricinus* (L., 1758) выше общепринятой северной границы ареала (Беломорской биологической станции РАН «мыс Картеш» (66°20.230' N, 33°38.972' E). Обсуждается возможность существования самостоятельных популяций европейского лесного клеща в условиях северной тайги.

Ключевые слова: *Ixodes ricinus* (L., 1758), северная граница ареала

DOI: 10.31857/S0031184723030055, **EDN:** FUNKTC

Европейский лесной клещ *Ixodes ricinus* (L., 1758) является переносчиком возбудителей трансмиссивных инфекций: клещевого энцефалита, иксодовых клещевых боррелиозов, гранулоцитарного анаплазмоза, моноцитарного эрлихиоза, туляремии и ку-риккетсиоза (Коренберг, 2013; Lindquist, Vapalahti, 2008; Baneth, 2014; Walker, 2014; Tokarevich et al., 2019; Grigoryeva et al., 2019).

Ареал *I. ricinus* распространяется на все страны Западной, Центральной и Южной Европы и простирается в северную Африку и на Ближний Восток. Его восточная граница находится в России, где он занимает обширную территорию от западной государственной границы до среднего течения Волги (Филиппова, 1977, 1999; Filippova, 2002; Guglielmone et al., 2014). По данным Филипповой (1977), на территории России ареал *I. ricinus* на севере доходит до Карелии, достигая 63° с.ш. (Лутта и др., 1959).

Клещи *I. ricinus* предпочитают равнинные морские и ледниково-озерные ландшафты с открытыми неморальными широколиственно-смешанными лесами европейского типа (Филиппова, 1977, 1999). Клещи этого вида предпочитают биотопы с высокой или умеренной влажностью (широколиственные леса, равнины, луга с зарослями кустарников, сосново-лиственные леса, вырубки). Этот вид характеризуется пастбищным типом подстерегания (Балашов, 1998). Однако продолжительные по времени

существования непаразитические стадии каждой активной фазы жизненного цикла *I. ricinus* развиваются вне прокормителя – обычно в растительной подстилке и микропустотах припочвенного слоя.

Жизненный цикл европейского лесного клеща длится от 3 до 7 лет и включает четыре фазы: яйцо, личинка, нимфа, имаго (Балашов, 1998; Grigoryeva, Shatrov, 2022). Взрослые клещи в качестве хозяев используют различных млекопитающих, преимущественно крупного и среднего размера, могут нападать на человека. Личинки и нимфы в качестве прокормителей используют мелких млекопитающих, птиц, посещающих припочвенный ярус растительности, а также пресмыкающихся. В России на большей части ареала *I. ricinus* активен с апреля по октябрь–ноябрь с поведенческой диапаузой в середине лета (Балашов, 1998). На территории северо-запада России клещи активны с апреля по октябрь без диапаузы (Grigoryeva et al., 2019, 2021). В Карелии активность взрослых клещей смещается на конец апреля, продолжается по конец сентября (Хейсин и др., 1954).

В последние годы в литературе появились сообщения о находках европейского лесного клеща севернее границы ареала, проходящей по 63-й параллели с.ш. (рис. 1). На территории Карелии самая северная находка самки *I. ricinus* была сделана с кошки в поселке Калевала (65.2° с.ш., рис. 1, 2) (Беспятова, Бугмырин, 2021). На территории Финляндии *I. ricinus* доходит до Лапландии (67° с.ш., рис. 1, 4) (Laaksonen et al., 2017). В статье шведских авторов, рассматривающих влияние изменения климата на расширение границы ареала *I. ricinus*, отмечена тенденция к распространению на север (до 65° с.ш., рис. 1, 3). Авторы связывают это с уменьшением количества дней с отрицательными температурами, что позволяет клещам благополучно перезимовывать (Lindgren et al., 2000). Самым северным местом постоянной популяции европейского лесного клеща в Норвегии отмечен Нордвойген (66.2204° с.ш., рис. 1, б) (Hvidsten et al., 2020). Северные находки нимф и взрослых клещей *I. ricinus* в Исландии отмечены в Хебне (64.15° с.ш.) (Alfredsson et al., 2017).

В августе 2022 г. на Беломорской биологической станции РАН «мыс Картеш» (66°20.230' N, 33°38.972' E, рис. 1, 1) с метиса лайки по имени «Найда» нами была зафиксирована питающаяся самка клеща *I. ricinus*. Сборы эктопаразитов с мелких млекопитающих в этом районе ранее проводились неоднократно. Среди клещей, например, отмечались находки всех фаз *Ixodes trianguliceps* Birula, 1895 (Станюкович, Федоров, 2022). Однако клещ *I. ricinus* здесь обнаружен впервые. Станция «Мыс Картеш» расположена на берегу Белого моря в 30 км от полярного круга, и, таким образом, наша находка *I. ricinus* была сделана еще севернее, чем это было сделано на территории Карелии (Беспятова, Бугмырин, 2021).

Указания на находки европейского лесного клеща севернее ранее установленной границы ареала побуждают искать причины данного явления. Что это – самостоятельные популяции или особи, случайно принесенные такими прокормителями, как

птицы? На территории Швеции, Финляндии и Норвегии авторы сообщают о многочисленных сборах на флаг не только взрослых клещей, но и нимф *I. ricinus*. Наличие преимагинальных фаз в сборах свидетельствует в пользу наличия на этой территории самостоятельных популяций. На территории России пока констатируются единичные находки взрослых клещей *I. ricinus* (Беспятова, Бугмырин, 2021). Однако следует подчеркнуть, что на малонаселенных территориях севера России систематические сборы клещей не проводятся.

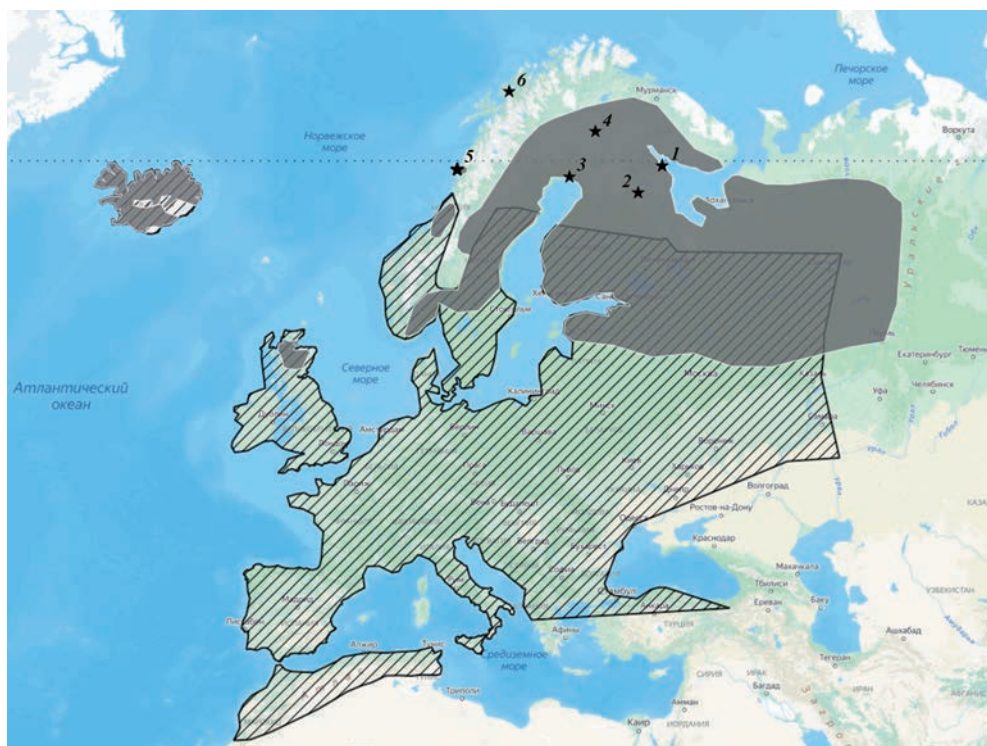


Рисунок 1. Карта распространения *I. ricinus*. Ареал *I. ricinus* заштрихован пунктирной линией; зона тайги выделена серым цветом; северные находки *I. ricinus* за пределами ареала отмечены звездочками: 1 – наши сборы – 66°20.230' с.ш., 33°38.972' в.д.; 2 – (Беспятова, Бугмырин, 2021) – 65°11.865' с.ш., 31°11.065' в.д.; 3 – (Lindgren et al., 2000) – 65°53.96' с.ш., 24°10.22' в.д.; 4 – (Laaksonen et al., 2017) – 67°42.375' с.ш., 26°45.965' в.д.; 5 – (Hvidsten et al., 2020) – 66°12.23' с.ш., 12°35.418' в.д.; 6 – (Hvidsten et al., 2020) – 69°13.774' с.ш., 17°58.856' в.д.

Figure 1. *Ixodes ricinus* distribution map. The area of *I. ricinus* is shaded with a dashed line; the taiga zone is gray; northern finds of *I. ricinus* outside the area are marked with asterisks: 1 – Our fees – 66°20.230' N, 33°38.972' E; 2 – (Bespyatova, Bugmyrin, 2021) – 65°11.865' N, 31°11.065' E; 3 – (Lindgren et al., 2000) – 65°53.96' N, 24°10.22' E; 4 – (Laaksonen et al., 2017) – 67°42.375' N, 26°45.965' E; 5 – (Hvidsten et al., 2020) – 66°12.23' N, 12°35.418' E; 6 – (Hvidsten et al., 2020) – 69°13.774' N, 17°58.856' E.

Границы распространения того или иного биологического вида определяются суммой существенных для него абиотических и биотических факторов. Европейский лесной клещ успешно приспособился к существованию в различных типах лесов умеренной зоны Евразии. Высокая экологическая пластичность проявляется в способности к успешному существованию клещей в различных типах лесных формаций: от крайнего севера таёжной зоны, до широколиственных лесов в южных частях ареала (Балашов, 1996). Так, на территории России у клеща *I. ricinus* отмечается приспособленность к обитанию в широком диапазоне температур и влажности: от условий широколиственных лесов и лесостепей до смешанных лесов и тайги. В климате с достаточной влажностью клещ обитает не только в лесах, но и в открытых биотопах типа пастбищ со злаковым разнотравьем. Сумма эффективных температур за период времени со среднесуточной температурой выше $+10^{\circ}\text{C}$, обеспечивающая возможность существования независимых популяций *I. ricinus*, составляет $1460\text{--}3910^{\circ}\text{C}$, годовая сумма осадков в пределах ареала колеблется от 3111 до 11534 мм; коэффициент увлажнения – 0.2–0.6, годичный гигротермический коэффициент доходит до 0.2–0.6 (Сироткин, Коренберг, 2018). Зонирование ареала в соответствие с этими характеристиками определяет положение северной границы примерно по 63° с.ш. Климатические условия по северной границе таёжной зоны ($63\text{--}68^{\circ}$ с.ш.), приближающейся к северному полярному кругу, неоднородны. Темнохвойная тайга перемежается с участками мелколиственных пород. Велико влияние антропогенного фактора на территории таёжных лесов. Промышленные вырубки лесов на территории северо-запада России приводят к изменению природных сообществ, увеличению освещенности, изменению видового состава растительных сообществ, а также увеличению численности мелких млекопитающих – потенциальных прокормителей клещей. Такие биотопы лучше прогреваются и вполне подходят для развития и обитания клещей (Коренберг и др., 1985), и, возможно, клещ *I. ricinus* в минимальной численности обитал там ранее. Условия существования популяций клещей определяются биотопами с подходящими факторами микроклимата, которые распространены мозаично. Кстати, по данным метеостанции Умба $66^{\circ}40.733'$ с.ш., $34^{\circ}20.417'$ в.д. (северное побережье Кандалакшского залива), ближайшей к месту нашей находки, за период с 1933 по 2021 год для средних месячных температур не выявлены значимые изменения в сторону повышения и температурно-влажностный диапазон соответствует диапазону, необходимому для развития *I. ricinus*. В табл. 1 представлены тренды среднемесячной температуры приземного воздуха на метеостанции Умба за 1933–2021 г. Тренды статистически незначимы на 1%-м уровне.

Изменение границ ареалов распространения переносчиков возбудителей трансмиссивных инфекций и увеличение числа этих заболеваний среди людей принято связывать с повышением температуры вследствие климатических изменений на планете (Ясюкевич и др., 2009; Попов, 2016; Goren et al., 2023; Georgiades et al., 2022). Однако глобальное потепление проявляется неравномерно (Intergovernmental Panel on

Climate Change (IPCC), 2014). Современное глобальное потепление, отчетливо выраженное на территории России, имеет ряд особенностей, зависящих от ландшафта. Для оценки климатических изменений в конкретном регионе необходимо рассматривать многолетний ход метеохарактеристик, данные о которых получены на ближайшей к району исследования метеостанции (Третий оценочный доклад ..., 2022). Вероятно, причины изменения границ ареалов переносчиков не столь очевидны и эти изменения обусловлены не только незначительными изменениями климатических факторов. Для изменения границ ареалов требуется формирование биотопов, отвечающих требованиям распространяющихся видов, в то время как такие условия в подходящих хорошо прогреваемых биотопах на территории северной тайги есть. Можно предположить, что, ареал европейского лесного клеща располагается выше 63⁰ с.ш. Безусловно, для подтверждения этой гипотезы нужны исследования в области микроклимата клещевых биотопов, а также массовые сборы выше северной границы ареала на территории России.

Таблица 1. Оценки линейного тренда среднемесячной температуры приземного воздуха на метеостанции Умба за 1933–2021 гг.

Table 1. Estimates of the linear trend of the average monthly surface air temperature at the Umba weather station for 1933–2021

Коэффициент	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
b	0.03	0.25	0.50	0.27	0.26	0.15	0.11	0.01	0.13	0.10	−0.04	0.07
R ²	0.00	0.02	0.15	0.13	0.14	0.04	0.02	0.00	0.05	0.02	0.00	0.00

Примечания. b – коэффициент линейного тренда (°C/10 лет), R² – коэффициент детерминации.

Notes. b – linear trend coefficient (°C /10 years), R² – coefficient of determination.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (Гостема № 122031100263-1).

Авторы благодарны Т.Н. Осиповой (СПбГУ, Институт Наук о Земле) за помощь в подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балашов Ю.С. 1996. Место иксодовых клещей (Ixodidae) в лесных экосистемах. Паразитология 30 (3): 193–203. [Balashov Yu.S. 1996. A place of ixodid ticks (Ixodidae) in forest ecosystems. Parazitologiya 30 (3): 193–203. (in Russian)].

Балашов Ю.С. 1998. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций. СПб., Наука, 287 с. [Balashov Yu.S. 1998. Ixodid ticks are parasites and vectors of infectious diseases. St. Petersburg, Nauka, 287 s. (in Russian)].

- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В. 2021. О распространении европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* (Acarina, Ixodidae) в республике Карелия (Россия). Зоологический журнал 100 (7): 745–755. [Bespyatova L. A., Bugmyrin S. V. 2021. The distribution of the castor bean tick, *Ixodes ricinus* (Acarina, Ixodidae), in the republic of Karelia, Russia. Zoologicheskii zhurnal 100 (7): 745–755. (in Russian)]. <https://doi.org/10.1134/s0013873821040084>
- Коренберг Э.И. 2013. Инфекции, передающиеся иксодовыми клещами в лесной зоне, и стратегия их профилактики: изменение приоритетов. Эпидемиология и вакцинопрофилактика 5 (72): 7–17. [Korenberg E.I. 2013. Infections Transmitted by Ticks in the Forest Area and the Strategy of Prevention: Changing of Priorities. Epidemiologiya i vaktsinoprofilaktika 5 (72): 7–17. (in Russian)].
- Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., Лебедева Н.Н., Филиппова Н.Н. 1985. Ареал. В кн.: Филиппова Н.А. (ред.). Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze. Л., Наука, 188–212. [Korenberg E.I., Kovalevsky Yu.V., Lebedeva N.N., Filippova N.N. 1985. The area. In: Filippova N.A. (ed.). Taiga tick *Ixodes persulcatus* Schulze. L., Nauka, 188–212. (in Russian)].
- Лутта А.С., Хейсин Е.М., Шульман Р.Е. 1959. К распространению иксодовых клещей в Карелии. Труды Карельского филиала АН СССР Вопросы паразитологии Карелии. Петрозаводск, XIV: 72–83. [Lutta A.S., Hejsin E.M., Shulman R.E. 1959. Krasprostraneniye iksodovykh kleshchey v Karelii. Trudy Karelskogo filiala AN SSSR Voprosy parazitologii Karelii. Petrozavodsk, XIV: 72–83. (in Russian)].
- Попов И.О. 2016. Климатически обусловленные изменения аутоэкологических ареалов иксодовых клещей *Ixodes ricinus* и *Ixodes persulcatus* на территории России и стран ближнего зарубежья. Дис. ... канд. биол. наук. М., 115 с. [Popov I.O. 2016. Klimaticheski obuslovlennyye izmeneniya avtekoologicheskikh arealov iksodovykh kleshchey *Ixodes ricinus* i *Ixodes persulcatus* na territorii Rossii i stran blizhnego zarubezh'ya. Dis. ... kand. biol. nauk. M., 115 s. (in Russian)].
- Сироткин М.Б., Коренберг Э.И. 2018. Влияние абиотических факторов на разные этапы развития таежного (*Ixodes persulcatus*) и европейского лесного (*Ixodes ricinus*) клещей. Зоологический журнал 97 (4): 379–396. [Sirotkin M.B., Korenberg E.I. 2018. Influence of abiotic factors on different developmental stages of the taiga (*Ixodes persulcatus*) and european forest (*Ixodes ricinus*) ticks. Zoologicheskii zhurnal 97 (4): 379–396. (in Russian)]. <https://doi.org/10.7868/S0044513418040013>
- Станюкович М.К., Федоров Д.Д. 2022. Эктопаразиты (Acari: Gamasina, Ixodidae; Insecta: Anoplura) мелких млекопитающих мыса Картеш (ББС ЗИН РАН) (Карелия, Лоухский район). Паразитология 56 (3): 252–264. [Stanyukovich M.K., Fedorov D.D. 2022. Ectoparasites (Acari: Gamasina, Ixodidae; Insecta: Anoplura) of small mammals of the cape Kartesh (BBS ZIN RAS, Karelia, Louch district). Parazitologiya 56 (3): 252–264 (in Russian)]. <https://doi.org/10.31857/S0031184722030061>
- Третий оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. (Ред. Киселев, Махоткина, Павлова). СПб., Научно-технологические, 2022. 124 с.
- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи подсемейства Ixodinae. Л., Наука, 396 с. [Filippova N. . 1977. Iksodovyye kleshchi podsemejstva Ixodinae. L., Nauka, 396 s. (in Russian)].
- Филиппова Н.А. 1999. Симпатрия близкородственных видов иксодовых клещей и ее возможная роль в паразитарных системах природных очагов трансмиссивных болезней. Паразитология 33 (3): 223–241. [Filippova N.A. 1999. Sympatry of closely related species of ixodid ticks and its possible role in parasitic systems of natural foci of transmissible diseases. Parazitologiya 33 (3): 223–241 (in Russian)].
- Хейсин Е.М., Бочкарева К., Лаврененко Л. 1954. К вопросу о сезонной активности взрослых *Ixodes ricinus* L. в природных условиях Карело-Финской ССР. Труды Карело-Финского государственного университета 6: 92–101. [Heysin E.M., Bochkareva K., Lavrenenko L. 1955. K voprosu o sezonnoy aktivnosti vzroslykh *Ixodes ricinus* L. v prirodnykh usloviyakh Karelo-Finskoy SSR. Trudy Karelo-Finskogo gosudarstvennogo universiteta 6: 92–101. (in Russian)].
- Ясюкевич В.В., Казакова Е.В., Попов И.О., Семенов С.М. 2009. Распространение клещей *Ixodes ricinus* L., 1758 и *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (Parasitiformes, Ixodidae) на территории России и соседних

- стран и наблюдаемые изменения климата. Доклады Академии Наук 427 (5): 688–692. [Yasyukevich V.V., Kazakova E.V., Popov I.O., Semenov S.M. 2009. Distribution of *Ixodes ricinus* L., 1758 and *Ixodes persulcatus* Shulze, 1930 (Parasitoformes, Ixodidae) in Russia and adjacent countries in view of observable climate changes. Doklady Earth Sciences 427 (2): 1030–1034. (in Russian)].
- Alfredsson M., Olafsson M., Eydal M., Unnsteinsdottir E.R., Hansford K., Wint W., Alexander N., Medlock J.M. 2017. Surveillance of *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae) in Iceland. Parasites and Vectors 10 (466): 1–11. <https://doi.org/10.1186/s13071-017-2375-2>
- Baneth G. 2014. Tick-borne infections of animals and humans: a common ground. International journal for parasitology 44 (9): 591–596. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2014.03.011>
- Filippova N.A. 2002. Forms of sympatry and possible ways of microevolution of closely related species of the group *Ixodes ricinus*–*persulcatus* (Ixodidae). Acta Zoologica Lituanica 12 (3): 215–227. <https://doi.org/10.1080/13921657.2002.10512509>
- Georgiades P., Ezhova E., Raty M., Orlov D., Kulmala M., Lelieveld J., Malkhazova S., Erguler K., Petaja T. 2022. The impact of climatic factors on tick-related hospital visits and borreliosis incidence rates in European Russia. PLoS One 17 (7): e0269846. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0269846>
- Goren A., Viljugrein H., Rivrud I. M., Jore S., Bakka H., Vindenes Y., Myrnes A. 2023. The emergence and shift in seasonality of Lyme borreliosis in Northern Europe. Proceedings of the Royal Society B. 290 (1993): 0222420. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.2420>
- Grigoryeva L.A., Samoilova E.P., Shapar A.O., Bychkova E.M., Lunina G.A., Polozova T.A., Chmyr I.A., Gorbunova I.V., Zabolotnov A.V., Istorik O.A., Mikhailova E.A. 2021. Long-Term Monitoring of the Numbers of Ixodid Ticks (Acari: Ixodinae) in St. Petersburg and Leningrad Province. Entomological Review 101 (2): 256–264. [Григорьева Л.А., Самойлова Е.П., Шапарь А.О., Бычкова Е.М., Лунина Г.А., Полозова Т.А., Чмырь И.А., Горбунова И.В., Заболотнов А.В., Историк О.А., Михайлова Е.А. 2020. Многолетний мониторинг численности опасных для человека иксодовых клещей *Ixodes persulcatus* и *I. ricinus* (Acari: Ixodinae) на территории Санкт-Петербурга и Ленинградской области. Паразитология 54 (1): 12–22. (in Russian)]. <https://doi.org/10.1134/S0013873821020123>
- Grigoryeva L.A., Shatrov A.B. 2022. Life cycle of the tick *Ixodes ricinus* (L.) (Acari: Ixodidae) in the North-West of Russia. Systematic and Applied Acarology 27 (3): 538–550. <https://doi.org/10.11158/saa.27.3.11>
- Grigoryeva L.A., Tokarevich N.K., Freilikhman O.A., Samoylova E.P., Lunina G.A. 2019. Seasonal changes in populations of sheep tick, *Ixodes ricinus* (L., 1758) (Acari: Ixodinae) in natural biotopes of St. Petersburg and Leningrad province, Russian Federation. Systematic and Applied Acarology 24 (4): 701–710.
- Guglielmone A.A., Robbins R.G., Apanaskevich D.A., Petney T.N., Estrada-Peña A., Horak I.G. 2014. The hard ticks of the world: (Acari: Ixodida: Ixodidae). Springer, Dordrecht, 738.
- Hvidsten D., Frajford K., Gray J.S., Henningsson A.J., Jenkins A., Kristiansen B.E., Lager M., Rognerud B., Slåtsve A.M., Stordal F., Stuen S., Wilhelmsson P. 2020. The distribution limit of the common tick, *Ixodes ricinus*, and some associated pathogens in north-western Europe. Ticks and tick-borne diseases 11 (4): 101388. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2020.101388>
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2014. Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. Part A: global and sectoral aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom.
- Laaksonen M., Sajanti E., Sormunen J.J., Penttinen R., Hänninen J., Ruohomäki K., Sääksjärvi I., Vesterinen E.J., Vuorinen I., Hytönen J., Klemola T. 2017. Crowdsourcing-based nationwide tick collection reveals the distribution of *Ixodes ricinus* and *I. persulcatus* and associated pathogens in Finland. Emerg Microbes Infect 6 (5): 1–7. <https://doi.org/10.1038/emi.2017.17>
- Lindgren E., Tälleklint L., Polfeldt T. 2000. Impact of climatic change on the northern latitude limit and population density of the disease-transmitting European tick *Ixodes ricinus*. Environmental health perspectives 108 (2): 119–123.

- Lindquist L., Vapalahti O. 2008. Tick-borne encephalitis. The Lancet 371 (9627): 1861–1871. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(08\)60800-4](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(08)60800-4)
- Tokarevich N.K., Panferova Yu.A., Freylikhman O.A., Blinova O.V., Medvedev S.G., Mironov S.V., Grigoryeva L.A., Tretyakov K.A., Dimova T., Zaharieva M.M., Nikolov B., Zehtindjiev P., Najdenski H. 2019. *Coxiella burnetii* in ticks and wild birds. Ticks and Tick-borne Diseases 10 (2): 377–385. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2018.11.020>
- Walker A.R. 2014. Ticks and associated diseases: a retrospective review. Medical and veterinary entomology 28 (1): 1–5. <https://doi.org/10.1111/mve.12031>

A RECORD OF *IXODES RICINUS* (L., 1758) (ACARI, IXODIDAE)
ABOVE THE NORTHERN BORDER OF THE RANGE
IN REPUBLIC OF KARELIA, RUSSIAN FEDERATION

D. D. Fedorov, L. A. Grigoryeva

Keywords: *I. ricinus*, northern border of the range

SUMMARY

A female of *I. ricinus* was found above the generally accepted northern boundary of the range (the White Sea biological station of RAS “Cape Kartesh” (66°20.230' N, 33°38.972' E). The possibility of the existence of independent populations of the sheep tick in the conditions of the northern taiga is discussed.

УДК 595.421(470.13)

ПЕРВАЯ НАХОДКА *IXODES LIVIDUS* KOCH, 1844 (IXODIDAE) НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

© 2023 г. Н. П. Селиванова^{а,*}, Е. В. Данилова^а

^аФГБУН Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

*e-mail: selivanova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 22.02.2023 г.

После доработки 10.04.2023 г.

Принята к печати 12.04.2023 г.

На территории Республики Коми впервые зарегистрирован *Ixodes lividus* Koch, 1844 – новый для фауны региона вид иксодовых клещей. Его нимфы и личинки были обнаружены в гнездах и норах береговой ласточки *Riparia riparia* (L., 1758) в зимний период 2022 г. Колония береговушек располагалась на берегу р. Сысола (приток р. Вычегда; 61°36' с.ш., 50°48' в.д.). Находки голодных нимф и личинок *I. lividus* доказывают успешное обитание этого вида иксодид в Республике Коми до 61° с.ш. Широкое распространение и высокая численность хозяина клеща в Республике Коми позволяют предположить распространение *I. lividus* к северу до 66 параллели.

Ключевые слова: *Ixodes lividus*, гнездово-норовый паразит, береговая ласточка, Республика Коми

DOI: 10.31857/S0031184723030067, **EDN:** FUNBNN

Фауна иксодовых клещей Республики Коми по данным анализа литературы (с конца XX века) и результатам исследований авторов (2020–2022 г.) представлена тремя видами рода *Ixodes* (Ixodinae): *I. persulcatus* (Schulze, 1930), *I. ricinus* L., 1758 и *I. trianguliceps* Birula, 1895. Сведений о находках *I. lividus* Koch, 1844 в регионе не зарегистрировано, что, безусловно, связано с недостатком внимания к фауне нидиколов береговой ласточки – основного прокормителя этого вида клещей.

Иксодовый клещ *I. lividus* (ранее известный как *I. plumbeus* Leach, 1815) является специфическим паразитом береговых (*Riparia riparia* (L., 1758)) и бледных (*R. diluta* (Sharpe et Wyatt, 1893)) ласточек, также может встречаться на других видах птиц, поселяющихся в старых норах ласточек (Ковалевский и др., 2018). *I. lividus* относится к клещам с гнездово-норовым типом паразитизма, постоянно обитает в норах своего хозяина (Глашинская-Бабенко, 1956). Жизненный цикл *I. lividus* занимает около года, перезимовывает в фазе личинки (Калягин и др., 2008), а на севере ареала – также

в фазе нимфы и имаго (Бобровских, 1979). После прилета береговых ласточек личинки напитываются на взрослых птицах, накануне вылупления птенцов в гнездах – линяют на нимф; нимфы питаются на неоперенных птенцах, затем линяют на имаго. Самки *I. lividus* паразитируют на оперенных птенцах и взрослых береговушках (Глащинская-Бабенко, 1956).

Иксодовый клещ *I. lividus* распространен в Палеарктике (Филиппова, 1977; Guglielmone et al., 2014), тесно связан с распространением хозяина. Ареал береговой ласточки огромен и занимает почти целиком Евразию, Северную Америку, север Африки (Рябицев, 2008). На территории Республики Коми ласточка-береговушка – многочисленный гнездящийся перелетный вид в южной и средней тайге, обычный – в северной тайге и редкий – в крайне северной тайге. Птицы гнездятся колонияльно, в норах, которые роют в берегах рек, стенках песчаных карьеров.

На территории Республики Коми исследований по фауне нор и гнезд береговой ласточки ранее не проводили. Нами, в рамках круглогодичного мониторинга состояния популяций нидиколов, 16 декабря 2022 г. в окрестностях с. Выльгорт (Сыктывдинский район Республики Коми) было отобрано 11 покинутых гнезд береговой ласточки. Гнездовая колония располагалась на обрывистом песчаном берегу р. Сысола (левый приток первого порядка р. Вычегда) на высоте 4–5 м от уреза воды (61°36'с.ш., 50°48' в.д.). Сбор гнездового материала проводили по методике, приведенной Бобровских (1989). Для оценки численности членистоногих экстракцию осуществляли по общепринятой методике с использованием эклекторов Берлезе–Тульгрена в 96% растворе спирта в течение 14 дней. Индекс обилия и встречаемости рассчитывали по работе Беклемишева (1961). Видовую принадлежность иксодид определяли по морфологическим ключам Филипповой (1977).

В материале семи из 11 обследованных гнезд береговой ласточки обнаружено 98 особей *I. lividus*, из них в сборах резко преобладали личинки – 97 экз., нимфы встречались единично – 1 экз. Среднее число особей *I. lividus* на одно гнездо хозяина (индекс обилия) составляло 9 (максимум 67). Индекс встречаемости *I. lividus* в гнездах ласточки-береговушки достигал 63%. Зимующих голодных нимф и имаго вблизи северной границы ареала вида ранее регистрировали на территории Ленинградской области, Финляндии и Карелии (Бобровских, 1979).

Находки *I. lividus* на предимагинальных стадиях развития (нимф и личинок) доказывают успешное существование этого вида на территории Республики Коми до 61-й параллели с.ш. Широкое распространение и высокая численность хозяина – береговой ласточки – на территории региона позволяют предположить распространение *I. lividus* севернее, до 66-й параллели с.ш. (г. Инта), где регулярные гнездовые колонии ласточек отмечал Кочанов (1992). Сходное распространение *I. lividus* к северу было показано Бобровских для Карелии, где северная граница его ареала проходит в районе пос. Лоухи – 66° с.ш. (1979). Необходимо дальнейшее изучение нидикольных сообществ береговой ласточки на всей потенциально пригодной для обитания *I. lividus* территории региона с целью определения границ распространения этого вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны ведущему научному сотруднику Лаборатории по изучению паразитических членистоногих Зоологического института РАН д.б.н. Л.А. Григорьевой за подтверждение правильности определения *I. lividus*.

Работа выполнена в рамках темы НИР отдела экологии животных «Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения» №122040600025-2.

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, neobhodimye pri kolichestvennom izuchenii populyacij ektoparazitov i nidikolov. Zoologicheskii zhurnal 40 (2): 149–158. (in Russian)].
- Бобровских Т.К. 1979. Экология и распространение клеща *Ixodes lividus* (Ixodidae) в Карелии. Паразитология 8 (5): 545–546. [Bobrovskikh T.K. 1979. Ekologiya i rasprostranenie kleshcha *Ixodes lividus* (Ixodidae) v Karelii. Parazitologiya 8 (5): 545–546. (in Russian)].
- Бобровских Т.К. 1989. Иксодовые клещи (подсемейство Ixodinae) Карелии. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 85 с. [Bobrovskikh T.K. 1989. Iksodovye kleshchi (podsemejstvo Ixodinae) Karelii. Petrozavodsk, Karel'skij filial AN SSSR, 85 pp. (in Russian)].
- Глашинская-Бабенко Л.В. 1956. *Ixodes lividus* Koch как представитель норových клещей – иксодид. Эктопаразиты. Фауна, биология и практическое значение. М., Изд-во Моск. ун-та, 3: 21–105. [Glashchinskaya-Babenko L.V. 1956. *Ixodes lividus* Koch как predstavitel norovykh kleshchej – iksodid. Ektoparazity. Fauna, biologiya i prakticheskoe znachenie. M., Izd-vo Moskovskogo un-ta, 3: 21–105. (in Russian)].
- Калягин Ю.С., Баранов Е.Н., Богданов В.Р., Зубко К.С. 2008. Современное состояние популяций норového клеща *Ixodes plumbeus* Leach. обитателя колоний береговых ласточек (*Riparia riparia* L.) на реке Томи в условиях отсутствия антропоического фактора. В кн. Труды Кемеровского отделения Русского энтомологического общества. Кемерово, 6, 50–56. [Kalyagin Yu.S., Baranov E.N., Bogdanov V.R., Zubko K.S. 2008. Sovremennoe sostoyanie populyacij norovogo kleshcha *Ixodes plumbeus* Leach. – obitatel'ya kolonij beregovykh lastochek (*Riparia riparia* L.) na reke Tomi v usloviyah otsutstviya antropicheskogo faktora. V kn. Trudy Kemerovskogo otdeleniya Russkogo entomologicheskogo obshchestva. Kemerovo, 6: 50–56. (in Russian)].
- Ковалевский А.В., Зубко К.С., Ефимова А.Р., Лучникова Е.М., Дроздова О.М. 2018. Распространение и некоторые особенности биологии иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae) в Кузнецко-Салаирской горной области (Кемеровская область, Россия). Паразитология 52 (5): 403–416. [Kovalevskij A.V., Zubko K.S., Efimova A.R., Luchnikova E.M., Drozdova O.M. 2018. Rasprostranenie i nekotorye osobennosti biologii iksodovykh kleshchej (Parasitiformes, Ixodidae) v Kuznecko-Salairstkoj gornoj oblasti (Kemerovskaya oblast', Rossiya). Parazitologiya 52 (5): 403–416. (in Russian)].
- Кочанов С.К. 1992. Орнитофауна городов Республики Коми. Серия препринтов «Научные доклады». Сыктывкар, Коми научный центр УрО РАН, вып. 302, 36 с. [Kochanov S.K. 1992. Ornitofauna gorodov Respubliki Komi. Seriya preprintov «Nauchnye doklady». Syktyvkar, Komi nauchnyj centr UrO RAN, vyp. 302, 36 pp. (in Russian)].
- Рябицев В.К. 2008. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: Справочник-определитель. Рябицев В.К. (ред.). Екатеринбург, Изд-во Урал. ун-та., 633 с. [Ryabicev V.K. 2008. Pticy Urala, Priural'ya i Zapadnoj Sibiri: Spravochnik-opredelitel. Ryabicev V.K. (red.). Ekaterinburg, Izd-vo Ural. un-ta., 633 pp. (in Russian)].
- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи подсемейства Ixodinae. Фауна СССР. Паукообразные. Л., Наука, 4 (4): 3–395. [Filippova N.A. 1977. Iksodovye kleshchi podsemejstva Ixodinae. Fauna SSSR. Paukoobraznye. L., Nauka, 4 (4): 3–395. (in Russian)].
- Guglielmone A.A., Robbins R.G., Apanaskevich D.A., Petney T.N., Estrada-Pena A., Horak I.G. 2014. The hard ticks of the world: (Acari: Ixodida: Ixodidae). Netherlands, Springer, 738 pp.

THE FIRST FINDING OF *IXODES LIVIDUS* KOCH, 1844 (IXODIDAE)
IN KOMI REPUBLIC

N. P. Selivanova, E. V. Danilova

Keywords: *Ixodes lividus*, nest-burrow parasite, Sand Martin, Komi Republic

SUMMARY

The tick *Ixodes lividus* Koch, 1844, a parasite of the sand martin (*Riparia riparia* (Linnaeus, 1758)), was found for the first time in Komi Republic. A single nymph and several larvae were found in nests and burrows in the nesting colony of birds. The colony was located in the bank of the Sysola River (a tributary of the Vychegda River; 61°36' N, 50°48' E). Findings of hungry nymph and larvae of *I. lividus* prove the successful distribution of this species in Komi Republic up to 61° N. The wide distribution and high abundance of the tick host in Komi Republic suggest the distribution of *I. lividus* as far as 66° N.