

## СОДЕРЖАНИЕ

---

Том 55, № 4, 2021

---

- Строение органа Галлера и систематика иксодовых клещей (семейство Ixodidae) подсемейства Amblyomminae 267  
*Леонович С. А.*
- Зараженность трематодами моллюсков *Littorina obtusata* (Gastropoda: Littorinidae), имеющих различный генотип по окраске раковины 287  
*Козминский Е. В.*
- Гельминты малоглазого макруруса *Albatrossia pectoralis* в северной части Тихого океана: ретроспективный анализ наиболее массовых видов 305  
*Асеева Н. Л., Гордеев И. И.*
- Определение активности каталазы у кровососущих комаров с использованием молибдата аммония и реакционной буферной среды на основе 3-(N-морфолино)пропансульфоновой кислоты 318  
*Разыграев А. В.*
- Дополнение к фауне блох Вьетнама 337  
*Поршаков А. М., Корнеев М. Г., Чумачкова Е. А., Нгуен Ван Чяу, Тинх Ван Туан, Во Вьет Кыонг*
- Гамазовые клещи гнезд береговой ласточки (*Riparia riparia* (Linnaeus, 1758)) на территории Саратовской области 346  
*Кондратьев Е. Н., Корнеев М. Г., Поршаков А. М., Матросов А. Н.*

## CONTENTS

---

Vol 55, No. 4, 2021

---

- Structure of Haller's organ and taxonomy of hard ticks (family Ixodidae)  
of the subfamily Amblyomminae 267  
*Leonovich S. A.*
- Infection with trematodes of the snails *Littorina obtusata* (Gastropoda: Littorinidae),  
with different shell colour genotypes 287  
*Kozminsky E. V.*
- Helminths of the giant *Albatrossia pectoralis*  
in the northern Pacific ocean: a retrospective analysis of the most common species 305  
*Aseeva N. L., Gordeev I. I.*
- A method for measuring catalase activity in mosquitoes  
by using ammonium molybdate and reaction medium buffered  
with 3-(N-morpholino)propanesulfonic acid 318  
*Razygraev A. V.*
- Addition to flea fauna of Vietnam 337  
*Porshakov A. M., Korneev M. G., Chumachkova E. A.,  
Nguyen Van Chau, Thinh Van Toan, Vo Viet Cuong*
- Gamasid mites in nests of the sand martin (*Riparia riparia* (Linnaeus, 1758))  
in the territory of Saratov Province 346  
*Kondratev E. N., Korneev M. G., Porshakov A. M., Matrosov A. N.*

УДК 576.895

**СТРОЕНИЕ ОРГАНА ГАЛЛЕРА И СИСТЕМАТИКА  
ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (СЕМЕЙСТВО IXODIDAE)  
ПОДСЕМЕЙСТВА AMBLYOMMINAE**

© 2021 г. С. А. Леонович\*

Зоологический институт РАН,  
Университетская наб. 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия  
\*e-mail: leonssa@mail.ru

Поступила в редакцию 21.04.2021 г.

После доработки 28.04.2021 г.

Принята к публикации 15.05.2021 г.

На основании собственных и литературных данных проведен анализ строения органа Галлера, главного рецепторного органа иксодовых клещей, изученного методами растровой электронной микроскопии, у 40 видов клещей подсемейства Amblyomminae (Metastricata), представителей родов *Amblyomma* Koch, 1844 (10 видов, включая 3 вида, ранее выделявшихся в род *Aponomma*), *Anomalohimalaya* Filippova, 1994 (1 вид), *Dermacentor* Koch, 1844 (6 видов), *Haemaphysalis* Koch, 1844 (6 видов), *Hyalomma* Koch, 1844 (6 видов), *Margaropus* Pomerantzev, 1947 (1 вид) и *Rhipicephalus* Koch, 1844 (10 видов, включая 2 вида, ранее выделявшихся в род *Boophilus*). Выделены основные таксономические признаки (число и топография сенсилл в передней ямке и форма капсулярного отверстия). Показано, что строение органа Галлера специфично для отдельных родов, в то время как подродовые и видовые различия в пределах каждого рода практически не выражены. На этом основании последние ревизии подсемейства, основанные исключительно на молекулярно-генетических данных, подвергаются сомнению. Проведено сравнение полученных данных с существующими представлениями о таксономии подсемейства Amblyomminae.

**Ключевые слова:** орган Галлера, растровая электронная микроскопия, Ixodidae, Metastricata, Amblyomminae, систематика

**DOI:** 10.31857/S0031184721040013

Орган Галлера, впервые описанный естествоиспытателем Галлером в 1881 г. (Haller, 1881), – основной чувствительный орган иксодовых клещей, переносчиков опасных трансмиссивных заболеваний. У клещей, как известно, нет антенн – придатков головной капсулы, несущих основную массу сенсорных образований, как это

наблюдается у насекомых, поэтому роль антенн насекомых у клещей выполняют передние ноги. Клещи перемещаются на трех парах ног, а передняя пара ног служит им своеобразными аналогами антенн насекомых. Именно поэтому на передних ногах, а точнее, на их дистальных сегментах, лапках, располагаются основные органы чувств, позволяющие обнаруживать источник пищи или полового партнера. У гамазовых клещей – это тарзальный рецепторный орган (Leonovich, Dimov, 2012), а у иксодовых клещей – это орган Галлера. Кроме того, у большинства клещей отсутствуют глаза (Леонович, 2005)

Орган Галлера – чрезвычайно сложно устроенный орган чувств, в составе которого обнаружены сенсиллы (элементарные чувствительные образования членистоногих), реагирующие на запахи, градиенты температуры, влажности и на некоторые другие стимулы (Леонович, 2005).

В строении органа Галлера есть черты, определяющие его функциональные особенности. И одновременно есть морфологические признаки, никак не связанные с функциональными особенностями. Примеры – пористый волосок передней группы сенсилл (обонятельный рецептор) может располагаться по-разному среди остальных сенсилл передней группы, но при этом он остается сенсиллой, расположенной в переднем углублении, и вместе с таким же волоском (сенсиллой), расположенным на симметричной передней лапке, способен определять направление источника обонятельного стимула. Учитывая мельчайшие размеры органа Галлера, расположение этой сенсиллы относительно остальных сенсилл никак не влияет на ее функцию и поведенческую роль. Далее, основное значение отверстия капсулы – обеспечить доступ обонятельных (летучих) молекул к обонятельным сенсиллам капсулы. При этом форма отверстия, т. е. вытянуто оно вдоль или поперек продольной оси членика, округлое оно или овальное, или изрезанное, – никакого функционального значения не имеет. Подобные морфологические признаки, на которые эволюционный пресс не оказывает давления, могут быть использованы в качестве таксономических признаков.

Следует отметить, что ни в одной из таксономических работ данные по строению органа Галлера никак не использовались (и не используются до сих пор). Вместе с тем игнорировать данные по такому важному органу вряд ли правомочно.

Анализ современных работ, которые посвящены таксономии иксодовых клещей и в которых в том числе использованы молекулярные данные, показывает, что на основании этих данных делаются весьма скоропалительные выводы, никак не соответствующие морфологическому анализу. В связи с этим автору представляется важным рассмотреть строение органа Галлера, основного сенсорного органа иксодовых клещей, не в связи с его функциональными особенностями, а в связи с таксономией этой группы.

Данная статья представляет собой продолжение серии статей автора, посвященной строению органа Галлера в связи с систематикой Ixodidae.

В первой статье серии (Леонович, 2020) автор рассмотрел представителей одной из основных таксономических групп семейства Ixodidae, в настоящей работе рас-

смотрены клещи семейства Amblyomminae в трактовке и терминологии Филипповой (1997). В западной литературе все иксодовые клещи, не входящие в состав рода *Ixodes* (подсемейство Ixodinae) обозначаются как группа семейств Metastriata. Согласно современным ревизиям, род *Amblyomma* является полифилетическим и распадается на ряд родов (Dobson, Barker, 1999; Burger et al., 2012), поэтому ставить такой род в название семейства нецелесообразно. Вместе с тем группа Metastriata разделяется на ряд подсемейств, которые Н.А. Филипповой тракуются как трибы в составе общего подсемейства. В настоящей работе автор следует таксономическим представлениям Филипповой (1997).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Всего в данной работе было проанализировано строение органа Галлера у 40 видов клещей. Видовые названия клещей приведены по последней работе, в которой указаны валидные названия видов (The Argasidae, Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari: Ixodida) of the world: a list of valid species names) (Guglielmone et al., 2010). Подродовые названия даны в скобках после названия вида согласно работе Филипповой (1997). Далее в скобках дается ссылка на литературный источник, из которого взяты данные. Рисунки выполнены с фотографий в растровом электронном микроскопе. Звездочкой (\*) помечены виды, изученные автором совместно с Балашовым (Балашов, Леонович, 1981). Виды, изученные кроме автора и другими специалистами, также обозначены звездочкой.

Методы подготовки препаратов для исследования в растровом электронном микроскопе и особенности исследований изложены в предыдущей работе, посвященной органу Галлера подсемейства Ixodinae (Леонович, 2020). Многие рисунки выполнены заново по фотографиям, изготовленным автором с помощью растрового электронного микроскопа.

Список изученных видов, использованных в настоящей работе:

Род *Haemaphysalis* Koch, 1844

*H. concinna* Koch, 1844 (*Haemaphysalis* s. str.) \*

*H. inermis* Birula, 1895 (*Allocera*)\*

*H. longicornis* Neumann, 1901 (*Kaizeriana*)\*(Leonovich, Belozеров, 2004)

*H. punctata* Canestrini et Fanzago, 1878 (*Aboimialis*) \*

*H. sulcata* Canestrini et Fanzago, 1878 (*Herpetobia*) \*

*H. erinacei* Pavesi, 1884 (= *Haemaphysalis numidiana* Neumann, 1905) \*

Род *Dermacentor* Koch, 1844

*D. andersoni* Stiles, 1908 (Wooley, 1972)\*(*Olenevia*)

*D. marginatus* Sulzer, 1776\* (*Serdjukovia*)

*D. nuttali* Olenov, 1928\* (*Serdjukovia*)

*D. niveus* Neumann, 1897 \*(= *D. daghestanicus*) (Леонович, 2009) (*Serdjukovia*)

*D. silvarum* Olenov, 1931\*(*Serdjukovia*)

*D. reticulatus* Fabricius, 1794 (= *D. pictus*)\*(*Dermacentor* s. str.) (Buzcek et al., 2002)

Род *Rhipicephalus* Koch, 1844

*Rh. sanguineus* Latreille, 1806\*(*Rhipicephalus* s. str.)

*Rh. evertsi* Neumann, 1897 (*Digeneus*) (Cross et al., 1975; Arthur, 1975a, 1975b)\*

*Rh. pulchellus* Gerstäcker, 1873\*(*Lamellicauda*)

- Rh. pumilio* Schulze, 1935\* (*Rhipicephalus* s. str.)  
*Rh. rossicus* Yakimov & Kol-Yakimova, 1911\* (*Rhipicephalus* s. str.)  
*Rh. shulzei* Olenev, 1929\* (*Rhipicephalus* s. str.)  
*Rh. simus* Koch, 1844 (Arthur, 1975a) (*Rhipicephalus* s. str.)  
*Rh. (Boophilus) decoloratus* (Koch, 1844)\* (Arthur, Londt, 1973)  
*Rh. (Boophilus) microplus* (Canestrini, 1887) (Waladde, 1977)  
*Rh. turanicus* Pomerantsev 1936\* (*Rhipicephalus* s. str.)
- Род *Hyalomma* Koch, 1844  
*H. aegyptum* Linnaeus, 1758\*  
*H. anatolicum* (Koch, 1844)\* (*Euhyalomma*)  
*H. asiaticum* Schulze & Schlottke, 1929 (*Euhyalomma*) (Леонович, 1978 )  
*H. brevipunctata* Sharif, 1928\* (*Hyalomma*)  
*H. marginatum* Koch, 1844\* (*Euhyalomma*) (Buzcek et al., 1998)  
*H. scupense* Schulze, 1919 [= *H. detritum* Schulze (Apanaskevich et al., 2010)]\* (*Euhyalomma*)
- Род *Amblyomma* Koch, 1844  
*A. marmoreum* Koch, 1844 (Axtell et al., 1973)  
*A. cajennense* (Fabricius) (Famadas et al., 1997) (type species of the genus)  
*A. hebraeum* Koch, 1844\* (Rechav et al., 1977)  
*A. nuttali* Dönitz, 1909\*  
*A. testudinarium* Koch, 1844 (Chow, Wang, 1975)  
*A. americanum* Linnaeus, 1758 (Bruce, 1971; Foelix, Axtell, 1972)  
*A. variegatum* Fabricius, 1794\*  
*A. komodoense* Oudemans, 1928\* (*Aponomma*)  
*A. (Aponomma) elaphense* Price, 1959 (*Aponomma*) [= *Robertisicus elaphense* (Barker, Burger, 2018)] (Keirans, Degenhardt, 1985).  
*A. trachysauri* Neumann, 1899\* (*Aponomma*)
- Род *Anomalohimalaya* Filippova, 1994  
*An. lotzkyi* Filippova et Panova, 1978 (Филиппова, 1992)
- Род *Margaropus* Pomerantzev, 1947  
*M. winthemi* Karsch, 1879 (Belozеров et al., 2002)

Результаты исследования проиллюстрированы снимками, полученными в растровом электронном микроскопе, а также схематическими изображениями органа Галлера, исполненными в одинаковом ракурсе (рис. 1–10, см. ниже). В рисунках намеренно опущены изображения дистальных сенсилл (в отличие от представителей подсемейства Ixodinae, у которых строение данного отдела органа Галлера может варьировать (Леонович, 2020), клещи группы *Metastricata* всегда характеризуются строго однотипным набором дистальных сенсилл, включающим один пористый волосок обонятельной сенсиллы и один волосок вкусовой сенсиллы (рис. 1).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У всех исследованных видов клещей *Metastricata* орган Галлера состоит из нескольких морфологически обособленных частей: (1) капсулы, углубления в кутикуле переднего тарзуса, в которой размещены обонятельные сенсиллы. У всех представителей группы капсула закрыта крышкой, сообщающейся со средой посредством сложного

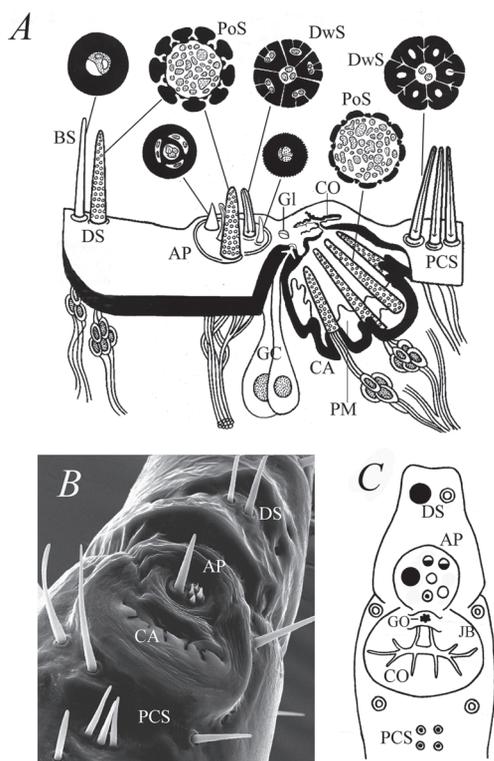
капсулярного отверстия (рис. 1); (2) передней группы сенсилл, расположенной не на расстоянии одна от другой в обширном углублении (*anterior trough*) (как это отмечено для представителей *Ixodinae*), а собранных компактно в особой ямке (*anterior pit*), зачастую ограниченной общим сочленовным валиком: (3) дистальных сенсилл (в отличие от *Ixodinae*, их не 4, а всегда 2), никогда не расположенных на особом бугорке, но всегда на ровной поверхности тарзуса, и (3) посткапсулярных сенсилл (рис. 1А, 1В). Половых различий в строении органа Галлера не было обнаружено, поэтому в дальнейшем изложении рассматриваются взрослые клещи (самцы и самки вместе), нимфы и личинки.

Передняя группа сенсилл всегда включает набор из 4 типов сенсилл (пористый, тонкий, конический и двуслойный волоски сенсилл соответствующих типов) (Леонович, 2005) (рис. 1А). Пористый волосок принадлежит обонятельной сенсилле, бороздчатые волоски содержат хемо-терморесепторы, тонкий волосок – гигроресептор, функция конического волоска до конца не выяснена (рис. 1А). Количество сенсилл разных типов может варьировать, но их набор (из 4 типов) остается неизменным, как обычно неизменна их ориентация по отношению друг к другу (рис. 1С) (Леонович, 2005).

Капсула – отдел органа Галлера, в состав которого входят от 4 до 7 пористых волосков обонятельных сенсилл. Сенсилла – элементарный орган чувств членистоногих, включающий в себя кутикулярный отдел, представленный волоском (в таксономической литературе волосок также обозначается как сета, щетинка, хета и т. п.). Сета иннервируется одним или несколькими биполярными сенсорными нейронами. Дендриты этих нейронов определяют модальность (функцию) сенсиллы. Так, в обонятельных сенсиллах полый тонкостенный волосок (сета, хета) пронизан многочисленными мелкими порами, а в полости волоска обнаруживаются многочисленные ветвления рецепторных ресничек (Леонович, 2005). Более подробно о связи ультраструктуры сенсилл клещей с их функцией можно узнать из монографии Леоновича (2005).

Одним из основных признаков, отличающих капсулу *Metastricata* от капсулы *Ixodinae*, является присутствие плеоморфов – несенсорных выростов дна капсулы. Предполагается, что крышка капсулы у амблиоммин образовалась за счет разрастания верхних отделов плеоморфов (подробнее, см. Леонович, 2005). Второй главный признак, отличающий орган Галлера *Ixodinae* от органа Галлера *Amblyommina*, это наличие специализированных сложных желез, открывающихся либо снаружи от капсулы, либо внутри капсулы, но всегда в ее проксимальном отделе. Подробно эти железы исследованы у трех видов: *A. americanum* (Foelix, Axtell, 1972), *Hyalomma asiaticum* (Леонович, 1978) и *D. niveus* (Леонович, 2009). Железистые клетки объединяются в один или два общих протока, которые открываются либо проксимальнее капсулы, так что отверстия протоков хорошо видны, либо вовнутрь капсулы.

Роль этих желез не совсем понятна, но остается очевидным, что эти железы имеются у всех представителей группы (в тех случаях, когда наружные отверстия протоков желез не видны, они обнаруживаются при исследовании на срезах (Леонович, 2005). Остается неясным, имеются ли железы у представителей рода *Haemaphysalis*.



**Рисунок 1.** Строение органа Галлера клещей подсемейства Amblyomminae на примере лугового клеща *Dermacentor niveus*: *A* – внутреннее строение по данным трансмиссивной электронной микроскопии (по: Леонович, 2005, 2009); *B* – общий вид в растровом электронном микроскопе; *C* – схематическое изображение (локализация сенсилл в основных отделах, форма переднего углубления и капсулярного отверстия) деталей строения, показанных на рис. 1*A* и 1*B*.

Условные обозначения: AP – передняя ямка (anterior pit), в которой расположена передняя группа сенсилл; DS – дистальные сенсиллы; CA – капсула (capsule); CO – капсулярное отверстие (capsular orifice); DS – дистальные сенсиллы (distal sensilla); GC – железистые клетки (glandular cells); Gl – отверстие капсулярной железы; GO – выводное отверстие протока желез; PCS – посткапсулярные сенсиллы (postcapsular sensilla); PoS – сенсилла с порами (porous sensillum) (обонятельная сенсилла); DwS – сенсилла с дополнительными полостями (double-walled sensillum) (комбинированная хемо-терморепцепторная сенсилла); BS – контактный хеморецептор, вкусовая сенсилла (gustatory (upper-pore) sensillum); TS – терморепцепторная сенсилла (thermo-sensitive sensillum); PM – плеоморфы; SC – сенсорные нейроны.

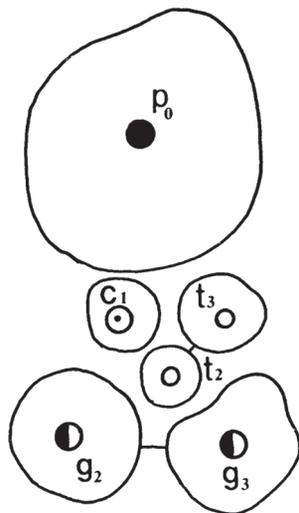
**Figure 1.** Structure of Haller's organ in ticks of the subfamily Amblyomminae with an example of the meadow tick *Dermacentor niveus*: *A* – fine structure of the organ according to transmission electron microscopy data (from Leonovich, 2009); *B* – general view of the organ in a scanning electron microscope; *C* – scheme of the outer structure of the organ of the meadow tick (shown in Fig. 1*A* and 1*B*).

Designations: AP – anterior pit with anterior group of sensilla; DS – distal sensilla; CA – capsule; CO – capsular orifice; DS – distal sensilla; GC – glandular cells; GO – orifice of the common duct of glandular cells; PCS – postcapsular sensilla; PoS – porous sensillum (olfactory sensillum); DwS – double-walled sensillum (combined chemo-thermoreceptor); BS – contact chemoreceptor, gustatory (upper-pore) sensillum; TS – thermo-sensitive sensillum; PM – pleomorphs; SC – sensory neurons.

Для каждого вида клещей характер взаимного расположения сенсилл передней группы остается строго постоянным. В специальных исследованиях, посвященных регенерации органа Галлера у клеща *Hyalomma asiaticum*, путем суперимпозиции (последовательного наложения изображений, полученных в одном ракурсе и при одинаковом увеличении растрового электронного микроскопа), было показано, что расположение сенсилл передней группы варьирует в определенных пределах, никак не меняя характер относительного взаиморасположения сенсилл (рис. 2). При этом вся группа сенсилл целиком располагается так, что пористый волосок занимает наиболее дистальное положение, либо вся группа повернута так, что пористый волосок занимает латеральное положение. Вне зависимости от ориентации всей группы сенсилл относительное взаиморасположение пористого, двух бороздчатых, тонкого и конической волоска остается постоянным (Леонович, 2005).

Проксимальнее капсулы располагается группа посткапсулярных волосков (сенсилл) (рис. 1). Латеральные сенсиллы представлены вкусовыми рецепторами (так же как и латеральные волоски по бокам сенсилл дистального бугорка), центральные сенсиллы этой группы относятся к двухслойным сенсиллам (комбинированным хемо-, термо-, гигрорецепторам) (рис. 1). Функция этих сенсилл остается неясной.

Посткапсулярные сенсиллы (точнее, их топография) сильно варьируют в пределах видов, что не позволяет использовать их в качестве надежного таксономического признака.



**Рисунок 2.** Локализация мест расположения оснований сенсилл передней группы (anterior pit sensilla) у клеща *Hyalomma asiaticum*, полученная путем наложения изображений (по: Belozero, Leonovich, 1995):  $c_1$  – коническая сенсилла,  $p_0$  – пористая сенсилла,  $t_2$ – $t_3$  – тонкие сенсиллы,  $g_2$ – $g_3$  – двухслойные сенсиллы

**Figure 2.** Topography of anterior pit sensilla in the tick *Hyalomma asiaticum* created by superimposition of images obtained in scanning electron microscope (Belozero, Leonovich, 1995).

Самыми надежными таксономическими признаками служат форма капсулярного отверстия и ориентация сенсилл передней группы. Капсулярное отверстие обеспечивает поступление пахучих молекул к обонятельным сенсиллам капсулы, и форма этого отверстия (изрезанное или нет, поперечное или продольное и т. п.) не имеет никакого функционального значения. Имеет значение общая площадь отверстия, но она также никак не связана с формой. То же касается топографии (ориентации) сенсилл передней группы – учитывая мелкие размеры как клещей, так и их органов Галлера, и то, что передняя группа сенсилл сконцентрирована на очень небольшой площади передней ямки, относительная ориентация ее сенсилл не имеет никакого функционального значения. Таким образом, обе эти морфологические особенности – форма капсулярного отверстия и ориентация сенсилл передней группы – могут служить хорошими таксономическими признаками.

Род *Haemaphysalis* Koch, 1844

Передняя группа сенсилл содержит 7 сенсилл (из них два пористых волоска) (рис. 3А, 3В). Передняя ямка практически не выражена – сенсиллы располагаются в относительно обширном углублении дистальнее капсулярного отверстия. Валик, у других видов семейства совершенно отчетливый, здесь совершенно не выражен. Передняя группа сенсилл состоит из скомпонованных на небольшом участке сенсилл и крупного пористого волоска обонятельной сенсиллы, а также дополнительного крупного пористого волоска, стоящего отдельно в латеральном положении. Капсулярное отверстие выглядит как простая поперечная щель, иногда изогнутая (рис. 5А–5F).

У нимф и личинок размеры органа Галлера меньше, но форма капсулярного отверстия сохраняется. В передней группе не 7, как у взрослых клещей, а только 5 сенсилл (отсутствуют один пористый и один бороздчатый волосок). Ориентация сенсилл передней группы у личинок характеризуется смещением расположения пористой сенсиллы с латерального на латеро-дистальное положение (рис. 5G, 5H).

Особенно примечательной чертой является практически полное отсутствие (за исключением мелких несущественных деталей, или черт, находящихся в пределах внутривидовой изменчивости) разницы в строении органа Галлера у представителей разных подродов рода *Haemaphysalis*.

Род *Dermacentor* Koch, 1844

Передняя группа сенсилл располагается в компактной передней ямке, ограниченной сочленовным валиком (рис. 1В, 3Е). В передней группе стандартный набор из 6 сенсилл, вся группа повернута так, что пористый волосок занимает латеральное положение (рис. 3Е).

По топографии сенсилл передней группы все изученные виды сходны. У *D. marginatus* пористый волосок смещен более проксимально (рис. 6Е), у *D. andersoni* общая ячейка, в которой расположены сенсиллы, практически округлая, менее вытянутая в сравнении с прочими изученными видами (рис. 6А–6F).

Форма капсулярного отверстия у всех изученных представителей рода также сходна: поперечная слегка изогнутая изрезанная щель (рис. 6). Наиболее характерная черта строения капсулярного отверстия – наличие двух сочлененных лопастей в середине дистальной части (рис. 3D, 6A–6F). У некоторых видов (*D. reticulatus*, *D. nuttali*, *D. niveus*) в районе сочлененных лопастей видны наружные отверстия капсулярных желез, напоминающие двустворчатый клапан (рис. 3F; 6A, 6C, 6D).



**Рисунок 3.** Строение органа Галлера у клещей подсемейства Amblyomminae в растровом электронном микроскопе: *A* – самка *Haemaphysalis longicornis* (левая лапка); *B* – самка *H. punctata* (правая лапка); *C* – то же, нимфа; *D* – то же, личинка; *E* – *Dermacentor variabilis*, самка; *F* – *D. niveus*, капсулярное отверстие с сочлененной лопастью (JB) и отверстиями выводных протоков капсулярных желез (GO).

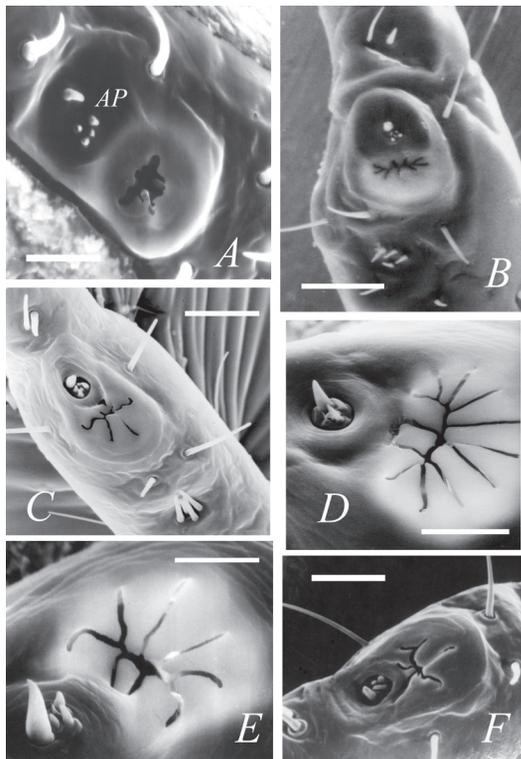
Масштабная линейка, мкм: *A, B, E* – 30; *C* – 20; *B* – 5; *D* – 10.

**Figure 3.** Structure of Haller's organ in ticks of the subfamily Amblyomminae in a scanning electron microscope: *A* – Female of *Haemaphysalis longicornis* (left tarsus); *B* – female of *H. punctata* (right tarsus); *C* – same species, nymph; *D* – same species, larva; *E* – *Dermacentor variabilis*, female; *F* – *D. niveus*, capsular orifice with joint blade (JB) and orifices of capsular glands.

Scale,  $\mu\text{m}$ : *A, B, E* – 30; *C* – 20; *B* – 5; *D* – 10.

Личинки представителей рода *Dermacentor* характеризуются наличием 5 сенсилл передней группы (отсутствует один из бороздчатых волосков), дистальным (а не латеральным) расположением пористой сенсиллы и своеобразной формой капсулярного отверстия (рис. 4А). Это отверстие – Т-образная слегка изрезанная и довольно широкая щель (рис. 10I–10K).

Нимфы *Dermacentor* характеризуются достаточно широким изрезанным капсулярным отверстием, иногда крестовидным (рис. 10E). Набор сенсилл передней группы идентичен набору сенсилл взрослых клещей, а вот ориентация этих сенсилл иная – пористый волосок занимает крайнее дистальное, а не латеральное положение (рис. 10E, 10F).



**Рисунок 4.** Строение органа Галлера у клещей подсемейства Amblyomminae в растровом электронном микроскопе: *A* – *Dermacentor pictus*, личинка; *B* – *Rhipicephalus turanicus*, самка; *C* – тот же вид, нимфа; *D* – *Hyalomma asiaticum*, самка; *E* – *Hyalomma anatolicum*, самка; *F* – *H. anatolicum*, нимфа.

Масштабная линейка, мкм: *A*, *C* – 5; *B* – 50; *D*, *E* – 30; *C*, *F* – 10.

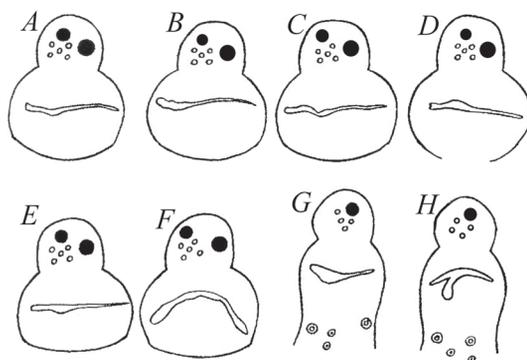
**Figure 4.** Structure of Haller's organ in ticks of the subfamily Amblyomminae in a scanning electron microscope. *A* – *Dermacentor pictus*, larva; *B* – *Rhipicephalus turanicus*, female; *C* – same species, nymph; *D* – *Hyalomma asiaticum*, female; *E* – *Hyalomma anatolicum*, female; *F* – *H. anatolicum*, nymph.

Scale,  $\mu\text{m}$ : *A*, *C* – 5, *B* – 50; *D*, *E* – 30; *C*, *F* – 10.

Если проследить изменения органа Галлера в онтогенезе клещей рода *Dermacentor* на примере личинки, нимфы и взрослого клеща *D. silvarum* (рис. 10I, 10E, и 6B) или тех же фаз развития *D. reticulatus* (рис. 6A, 10E, 10J), то можно заметить следующее. У личинок капсулярное отверстие вытянуто примерно одинаково в дистально-проксимальном и латеро-латеральном направлении, у нимф отверстие становится более вытянутым поперечно, у взрослых клещей отверстие в виде поперечной изрезанной щели, появляются сочлененные лопасти и железы. Передняя группа сенсилл у личинок и нимф характеризуется дистальной ориентацией пористого волоска и отсутствием кутикулярного валика вокруг сенсилл группы.

#### Род *Rhipicephalus* Koch, 1844

Передняя группа сенсилл и капсула окружены общим кутикулярным валиком, выдающимся над поверхностью переднего тарзуса (рис. 4B, 4C). У представителей подродов *Rhipicephalus* s. str. (*Rh. sanguineus*, *Rh. pumilio*, *Rh. rossicus*, *Rh. shulzei*, *Rh. simus*) и *Digeneus* (*Rh. evertsi*) (взрослые клещи) передняя группа сенсилл окружена общим кутикулярным валиком, ориентирована пористым волоском в дистальном направлении (рис. 7A–7F), Капсулярное отверстие в виде поперечной лопастной щели, сочлененные лопасти отсутствуют. У нимф тот же набор сенсилл передней группы и такая же как у взрослых ориентация сенсилл в этой группе, капсулярное отверстие крестовидное (рис. 10A–10C). У личинок капсулярное отверстие крестовидное, сильно изрезанное (рис. 7G–7L)



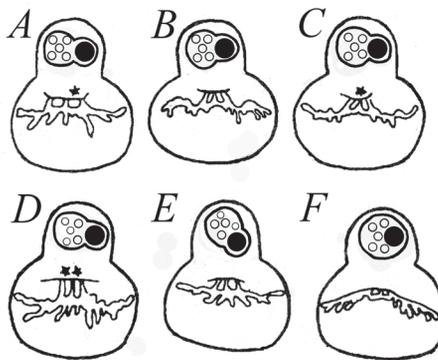
**Рисунок 5.** Схема строения основных отделов органа Галлера (топография сенсилл передней группы и форма капсулярного отверстия) у представителей рода *Haemaphysalis*. Взрослые клещи: A – *H. erinacei*, B – *H. concinna*, C – *H. sulcata*, D – *H. punctata*, E – *H. longicornis*, F – *H. inermis*. Личинки: G – *H. concinna*, H – *H. inermis*.

**Figure 5.** Scheme of the structure of main parts of the Haller's organ (topography of anterior pit sensilla and shape of capsular orifice) in representatives of the genus *Haemaphysalis*. Adults: A – *H. erinacei*, B – *H. concinna*, C – *H. sulcata*, D – *H. punctata*, E – *H. longicornis*, F – *H. inermis*. Larvae: G – *H. concinna*, H – *H. inermis*.

Совершенно особняком стоят представители подрода *Boophilus*. Ранее этот род рассматривался как самостоятельный род (Филиппова, 1997), а в последних классификациях был сведен в подрод в составе рода *Rhipicephalus* (Murrell, Barker, 2003; Guglielmo et al., 2010). У двух изученных в отношении органа Галлера видов, *Rhipicephalus (Boophilus) microplus* (Waladde, 1977; Балашов, Леонович, 1981) и *Rh. (B.) decoloratus* (Arthur, Londt, 1973; наши данные), ориентация сенсилл передней группы резко отличается от ориентации, типичной для *Rhipicephalus* (рис. 7J, 7H): пористый волосок расположен не дистально, а латерально. Такое же положение передней группы характерно для нимфы *B. microplus* (рис. 10D). У личинки *Boophilus decoloratus* (рис. 7I) ориентация передней группы дистальная (рис. 7I). Кроме того, резко отличается и форма капсулярного отверстия. У представителей подрода *Boophilus* отверстие округлое, с изрезанными краями, а не лопастное (сравнить рис. 7A–7J и рис. 7J–7H).

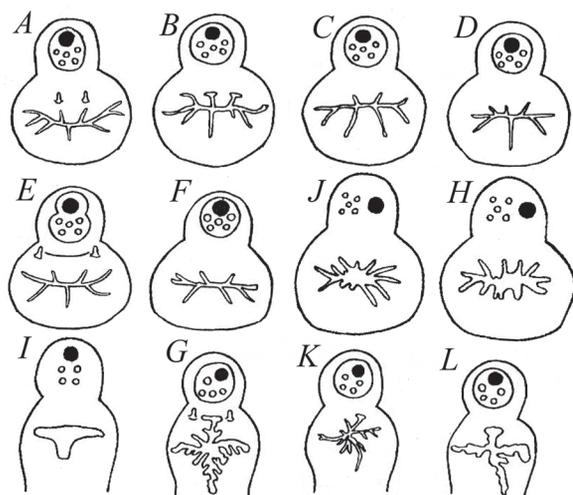
#### Род *Hyalomma* Koch, 1844

Сенсиллы передней группы в общей хорошо выраженной ячейке. Ориентация передней группы дистальная, капсулярное отверстие обширное, лопастное (рис. 4D, 4E). В середине дистальной части капсулярной щели у всех видов присутствует одна сочлененная лопасть (рис. 4D, 4E, 8A–8E). Отверстие общего выводного протока капсулярных желез (Леонович, 1978) расположено в районе сочлененной лопасти, в наиболее дистальной части отверстия видны кутикулярные выросты (шипики).



**Рисунок 6.** Схема строения основных отделов органа Галлера (топография сенсилл передней группы и форма капсулярного отверстия) у представителей рода *Dermacentor*, взрослые клещи: A – *D. reticulatus*, B – *D. silvarum*, C – *D. nuttali*, D – *D. niveus*, E – *D. marginatus*, F – *D. andersoni*.

**Figure 6.** Scheme of the structure of main parts of the Haller's organ (topography of anterior pit sensilla and shape of capsular orifice) in representatives of the genus *Dermacentor*, adult ticks. A – *D. reticulatus*, B – *D. silvarum*, C – *D. nuttali*, D – *D. niveus*, E – *D. marginatus*, F – *D. andersoni*.



**Рисунок 7.** Схема строения основных отделов органа Галлера (топография сенсилл передней группы и форма капсулярного отверстия) у представителей рода *Rhipicephalus* (включая *Boophilus*). Взрослые клещи: *A* – *Rh. turanicus*, *B* – *Rh. pumilio*, *C* – *Rh. shulzei*, *D* – *Rh. rossicus*, *E* – *Rh. sanguineus*, *F* – *Rh. evertsi*, *J* – *Rh. (Boophilus) microplus*, *H* – *Rh. (Boophilus) decoloratus*. Личинки: *I* – *Rh. (Boophilus) decoloratus*, *G* – *Rhipicephalus turanicus*, *K* – *Rh. shulzei*, *L* – *Rh. evertsi*.

**Figure 7.** Scheme of the structure of main parts of the Haller's organ (topography of anterior pit sensilla and shape of capsular orifice) in representatives of the genus *Rhipicephalus* (including *Boophilus*). Adult ticks: *A* – *Rh. turanicus*, *B* – *Rh. pumilio*, *C* – *Rh. shulzei*, *D* – *Rh. rossicus*, *E* – *Rh. sanguineus*, *F* – *Rh. evertsi*, *J* – *Rh. (Boophilus) microplus*, *H* – *Rh. (Boophilus) decoloratus*. Larvae: *I* – *Rh. (Boophilus) decoloratus*, *G* – *Rhipicephalus turanicus*, *K* – *Rh. shulzei*, *L* – *Rh. evertsi*.

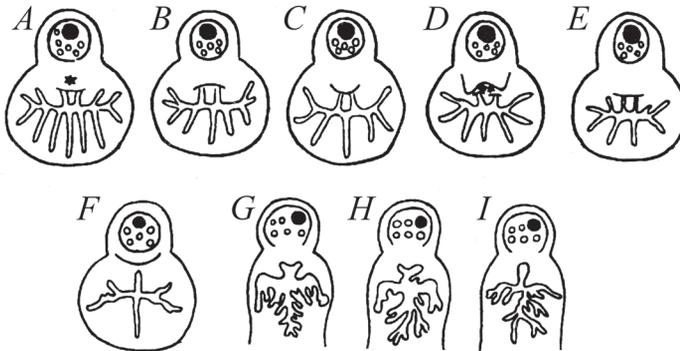
У нимф капсулярное отверстие лопастное, но форма его близка к крестовидной (рис. 4*F*, 10*G*, 10*H*). Набор и расположение сенсилл передней группы такие же, как у взрослых клещей (рис. 8*F*, 10*G*, 10*H*).

У личинок капсулярное отверстие в виде широкой, сильно изрезанной Т-образной щели (рис. 8*G–I*). Сенсиллы передней группы располагаются в два ряда, причем пористый волосок занимает не наиболее дистальное положение, как у нимф и взрослых клещей, а крайнее положение в дистальном ряду (рис. 8*G–I*).

#### Род *Amblyomma* Koch, 1844

Строение органа Галлера может сильно различаться у представителей рода. Капсулярное отверстие в виде поперечной изогнутой щели с двумя изгибами (рис. 9*A–C*). У некоторых видов в передней группе 6 сенсилл, причем пористый волосок занимает дистальное положение, как у *Amblyomma variegatum* (рис. 9*A*). У некоторых видов в передней группе 7 сенсилл. В этом случае, в составе группы имеются 2 пористых волоска: самый крупный занимает латеральное положение по отношению к основной части группы из 6 сенсилл, включающей дистально расположенный пористый волосок

(*A. americanum*, *A. nuttali*, рис. 9B, 9C). У видов, ранее относимых к роду *Aponomma* (автор имел возможность использовать данные по *Amblyomma* (*Aponomma*) *elaphense*, *A. (A.) trachysauri* и *A. (A.) komodoense*), строение органа Галлера сильно отличается от строения этого органа у остальных видов рода *Amblyomma*. В частности, ориентация передней группы сенсилл у *A. (A.) komodoense* и *A. (A.) trachysauri* уникальна среди всех изученных *Metastricata* (*Amblyomminae*): передняя группа сенсилл ориентирована таким образом, что пористый волосок занимает крайнее проксимальное (а не дистальное) положение (рис. 9F, 9H). Капсулярное отверстие выглядит как подковообразная узкая щель (рис. 9F, 9H). У *A. elaphensis* ориентация передней группы сходна с таковой *A. variegatum*, а капсулярное отверстие можно рассматривать как переходное между изогнутой щелью «классических» *Amblyomma* и *Aponomma* (сравнить рис. 9E и рис. 9F, 9H). Весьма примечательно, что такая форма капсулярного отверстия сохраняется и у личинок (рис. 9G), но при этом ориентация сенсилл передней группы сходна с таковой личинок *Dermacentor*, *Rhipicephalus* и некоторых *Haemaphysalis*.



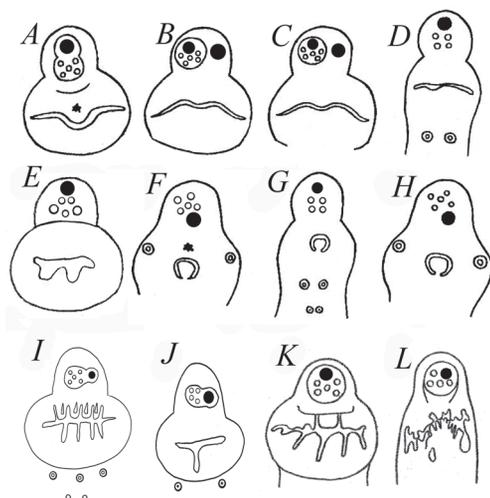
**Рисунок 8.** Схема строения основных отделов органа Галлера (топография сенсилл передней группы и форма капсулярного отверстия) у представителей рода *Hyalomma*. Взрослые клещи: A – *H. asiaticum*, B – *H. marginatum*, C – *H. anaticum*, D – *H. aegyptum*, E – *H. brevipunctata*. Нимфы: F – *H. asiaticum*. Личинки: G – *H. asiaticum*, H – *H. anaticum*, I – *H. scupense* (= *H. detritum*).

**Figure 8.** Scheme of the structure of main parts of the Haller's organ (topography of anterior pit sensilla and shape of capsular orifice) in representatives of the genus *Hyalomma*. Adult ticks: A – *H. asiaticum*, B – *H. marginatum*, C – *H. anaticum*, D – *H. aegyptum*, E – *H. brevipunctata*. Nymphs: F – *H. asiaticum*. Larvae: G – *H. asiaticum*, H – *H. anaticum*, I – *H. scupense* (= *H. detritum*).

#### Род *Margaropus* Pomerantzev, 1947

У единственного исследованного в отношении органа Галлера вида *M. winthemi* Karsch 1879 (Belozero et al., 2002) передняя группа сенсилл содержит стандартный набор из 6 сенсилл, ориентированных пористым волоском в латеральном направлении (рис. 9I). Капсулярное отверстие в виде лопастной щели, в дистальной части щели на дорзальной поверхности видны 4 кутикулярных выроста (шипики) (рис. 9I).

У личинки ориентация сенсилл передней группы сохраняется, при этом ориентация передней группы сенсилл слегка смещена так, что пористый волосок занимает более проксимальное положение. Капсулярное отверстие Т-образное (рис. 9J).



**Рисунок 9.** Схема строения основных отделов органа Галлера (топография сенсилл передней группы и форма капсулярного отверстия) у представителей родов *Amblyomma* (включая *Aponomma*), *Margaropus* и *Anomalohimalaya*. *A* – *Amblyomma variegatum*, *B* – *A. americanum*, самка, *C* – *A. nuttali*, самка, *D* – *A. nuttali*, личинка, *E* – *Amblyomma (Robertsicus) elaphensis*, *F* – *Amblyomma (Aponomma) trachysauri*, самка, *G* – тот же вид (личинка); *H* – *Amblyomma (Aponomma) komodoense*, *I* – *Margaropus winthemi*, самка; *J* – тот же вид, личинка; *K*, *L* – *Anomalohimalaya lotozkyi*, самка и личинка.

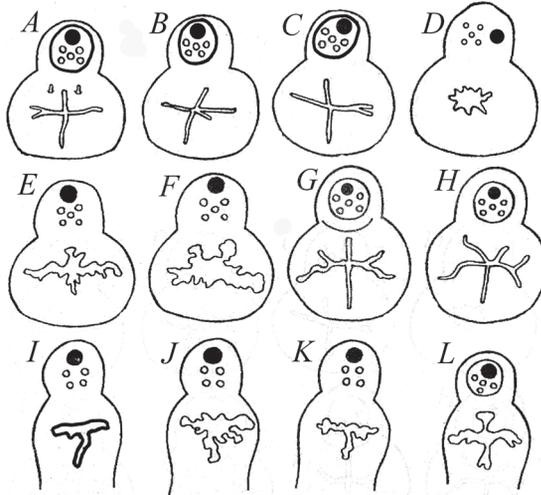
**Figure 9.** Scheme of the structure of main parts of the Haller's organ (topography of anterior pit sensilla and shape of capsular orifice) in representatives of the genera *Amblyomma* (including *Aponomma*), *Margaropus*, and *Anomalohimalaya*. *A* – *Amblyomma variegatum*, *B* – *A. americanum*, female, *C* – *A. nuttali*, female, *D* – *A. nuttali*, larva, *E* – *Amblyomma (Robertsicus) elaphensis*, *F* – *Amblyomma (Aponomma) trachysauri*, female, same species, larva, *H* – *Amblyomma (Aponomma) komodoense*, *I* – *Margaropus winthemi*, female, *J* – same species, larva, *K*, *L* – *Anomalohimalaya lotozkyi*, female and larva.

Род *Anomalohimalaya* Filippova, 1994

У исследованного вида *An. lotozkyi* Filippova et Panova, 1978 (Филиппова, 1992) ориентация передней группы сенсилл дистальная, капсулярное отверстие лопастное, при этом лопасти расположены только с проксимальной стороны капсулярной щели. Имеется одна сочлененная лопасть (рис. 9K). У личинки капсулярная щель в виде сильно изрезанной изогнутой щели (рис. 9L).

Таким образом, по результатам анализа имеющихся в литературе данных по строению органа Галлера можно отметить, что в большинстве случаев особенности строения органа совпадают с разделением *Metastricata* (*Amblyomminae*) на роды. Причем

роды, по мнению большинства систематиков несомненно монофилетические, обладают сходством в строении органа Галлера (например, род *Haemaphysalis*). Различия между под родами рода *Haemaphysalis* в отношении таксономических признаков, выделенных в данной работе, несущественны (см. рис. 5). У представителей всех под родов (*Haemaphysalis* s. str., *Allocera*, *Kaizeriana*, *Aboimialis* и *Herpetobia*) основные признаки строения передней группы сенсилл и капсулярного отверстия практически идентичны.



**Рисунок 10.** Схема строения основных отделов органа Галлера у неполовозрелых фаз развития: A – H: нимфы; I – L: личинки. A – *Rhipicephalus turanicus*, B – *Rh. pumilio*, C – *Rh. shulzei*, D – *Rh. (Boophilus) microplus*, E – *Dermacentor silvarum*, F – *D. reticulatus*, G – *Hyalomma asiaticum*, H – *H. scupense* (= *H. detritum*), I – *D. silvarum*, J – *D. reticulatus*, K – *D. marginatus*, L – *Rhipicephalus pulchellus*.

**Figure 10.** Scheme of the structure of main parts of the Haller's organ in immature stages. A – H: nymphs; I – L: larvae. A – *Rhipicephalus turanicus*; B – *Rh. pumilio*; C – *Rh. shulzei*; D – *Rh. (Boophilus) microplus*; E – *Dermacentor silvarum*; F – *D. reticulatus*; G – *Hyalomma asiaticum*; H – *H. scupense* (= *H. detritum*); I – *D. silvarum*; J – *D. reticulatus*; K – *D. marginatus*.

То же самое касается и представителя рода *Dermacentor* (6A–6F): практически идентичная форма капсулярного отверстия и присутствие двух сочлененных лопастей; передняя группа сенсилл, содержащая 6 рецепторных волосков; ориентация передней группы с латеральным расположением пористого волоска (6A–6F). Такое строение типично для изученных представителей под родов *Olenevia*, *Serdjukovia* и *Dermacentor* s. str.

У представителей рода *Hyalomma* наблюдается та же картина. Принципиальной разницы в строении органа у изученных представителей *Euhyalomma* и *Hyalommina* не обнаружено (рис. 8)

Иная ситуация характерна для рода *Rhipicephalus* (рис. 7). У представителей подродов *Rhipicephalus* s. str. и *Digeneus* (7A–7F) орган Галлера характеризуется лопастной капсулярной щелью и передней группой сенсилл, ориентированной пористым волоском дистально. В то же время, у представителей подрода *Boophilus* (рис. 7G, 7H) ориентация сенсилл передней группы принципиально иная (такая же, как у *Dermacentor*) (рис. 6) – т.е. не с дистальным, а латеральным расположением пористого волоска (напомним, что во всех случаях взаимное расположение сенсилл в составе передней группы остается постоянным, т.е. не пористый волосок перемещается и принимает дистальное или латеральное положение, а вся группа «разворачивается»). Кроме того, и форма капсулярного отверстия у изученных представителей *Boophilus* принципиально иная (см. рис. 7J–7H). Таким образом, наши данные категорически не согласуются с объединением родов *Rhipicephalus* и *Boophilus* в один род. Такое мнение против объединения указанных родов в один род на основании исключительно молекулярных данных высказывают и другие систематики-морфологи (в частности, Каэйро (Caeiro, 2006), который приводит данные о существовании многочисленных морфологических различий между представителем данных родов и считает, что эти данные необходимо учитывать, а не слепо принимать «новую» молекулярную классификацию). Некоторые генетические данные также опровергают подродовой статус *Boophilus* (Abdigidarzi et al., 2011).

Многие систематики указывают на полифилию рода *Amblyomma* (Burger et al., 2012), и наши данные подтверждают эту точку зрения (рис. 9). Даже в пределах «чистых» представителей *Amblyomma* (Guglielmone et al., 2010) ориентация сенсилл передней группы может принципиально различаться (различия на родовом уровне, если сравнить с другими родами *Metastrata*). Изученные представители подрода *Aponomma* (*A. elaphense*, *A. tachysauri*, *A. komodoense*) отличаются совершенно особым, подковообразным строением капсулярного отверстия (у *A. elaphense* эта черта строения выражена слабее). *A. tachysauri* и *A. komodoense* дополнительно характеризуются уникальной ориентацией сенсилл передней группы (развернутой так, что пористый волосок занимает самое проксимальное положение). Таким образом, представители подрода *Aponomma* (по крайней мере, три вида, изученных в отношении структуры органа Галлера) имеют черты, типичные для самостоятельного рода. Видимо, реальная ревизия этого рода еще впереди. Следует надеяться, что в таких ревизиях будут использоваться не только молекулярные данные, но и материалы по строению органа Галлера – важнейшего рецепторного органа иксодовых клещей.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по Государственному заданию «Разнообразие паразитарных систем, адаптаций и путей эволюции паразитов» (номер темы: АААА-А19-119020690109-2). В работе использованы материалы коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов Ю.С., Леонович С.А. 1981. Строение и пути эволюции органа Галлера иксодовых клещей подсемейства Amblyomminae. Паразитологический сборник (ЗИН РАН, Ленинград), 5–21. [Balashov Yu.S., Leonovich S.A. 1981. Stroenie i puti evolyutsii organa Gallera iksodovykh kleshchei podsemeistva Amblyomminae. Parazitologicheskii Sbornik ZIN RAN, Leningrad, 5–21. (in Russian)].
- Леонович С.А. 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. Санкт-Петербург, Наука, 236 с. [Leonovich S.A. 2005. Sensory systems of parasitic ticks and mites. St. Petersburg, Nauka, 236 pp. (in Russian)].
- Леонович С.А. 1978. Тонкое строение органа Галлера иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* P.Sch. et E.Sch. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyomminae). Энтомологическое обозрение 57 (1): 221–226. [Leonovich S.A. 1978. Fine structure of Haller's organ in ixodid tick *Hyalomma asiaticum* P.Sch et E.Schl. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyomminae). Entomologicheskoe Obozrenie 57 (1): 221–226. (in Russian)].
- Леонович С.А. 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. Спб., Наука, 232 с. [Leonovich S.A. 2005. Sensory systems of parasitic ticks and mites, SPb., Nauka, 232 pp. (in Russian)].
- Леонович С.А. 2009. Особенности строения сенсорной системы иксодового клеща *Dermacentor niveus* (Parasitiformes, Ixodidae). Паразитология 43 (1): 3–11. [Leonovich S.A. 2009. Fine structural features of the sensory system in the ixodid tick *Dermacentor niveus* (Parasitiformes, Ixodidae). Parazitologiya 43 (1): 3–11. (in Russian)].
- Леонович С.А. 2020. Строение органа Галлера и систематика иксодовых клещей подсемейства Ixodinae (семейство Ixodidae). Паразитология 54 (6) 470–490. [Leonovich S.A. 2020. Structure of Haller's organ and taxonomy of hard ticks of the subfamily Ixodinae (family Ixodidae). Parazitologiya 54 (6): 470–490. (in Russian)]. DOI: 10.31857/S123456780600024
- Филиппова Н.А. 1992. Орган Галлера самки и личинки иксодового клеща *Anomalohimalaya lotozkyi*. Паразитология 26 (1): 78–80. [Filippova N.A. 1992. Haller's organ in female and larva of the ixodid tick *Anomalohimalaya lotozkyi*. Parazitologiya 26 (1): 78–80. (in Russian)].
- Филиппова Н.А. 1997. Иксодовые клещи подсемейства Amblyomminae. Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные. Том 4, вып. 5. СПб., Наука, 436 с. [Filippova N.A. Ixodid ticks of the family Amblyomminae. Fauna of Russia and neighboring countries. Arachnoidea, Vol. 4, issue 5, St. Petersburg, Nauka, 436 pp. (in Russian)].
- Abdigoudarzi M., Noureddine R., Seitzer U., Ahmed J. 2011. rDNA-ITS2 Identification of *Hyalomma*, *Rhipicephalus*, *Dermacentor* and *Boophilus* spp. (Acari: Ixodidae) collected from different geographical regions of Iran. Advanced Studies in Biology 3 (5): 221–238.
- Apanaskevich D.A., Filippova N.A., Horak I.G. 2010. The genus *Hyalomma* Koch, 1844. X. Redescription of all parasitic stages of *H. (Euhyalomma) scupense* Schulze, 1919 (= *H. detritum* Schulze) (Acari: Ixodidae) and notes on its biology. Folia Parasitologica 57 (1): 69–78.
- Arthur D.R. 1975a. The larvae of some ixodid ticks (Acarina) from the eastern Cape Province of South Africa. Bulletin of Entomological Research 65: 405–421.
- Arthur D.R. 1975b. The nymphs of some ixodid ticks (Acarina) from the eastern Cape Province of South Africa. Bulletin of Entomological Research 65: 423–431.
- Arthur D.R., Londt J.G.H. 1973. The parasitic cycle of *Boophilus decoloratus* (Kock 1844). Journal of Entomological Society of South Africa 36 (1): 87–116.
- Axtell R.C., Foelix R.F., Coons L.B., Roshdy M.A. 1973. Sensory receptors in ticks and mites. Proceedings of 3<sup>rd</sup> International Acarological Congress, Prague, 35–40.
- Barker S.C., Burger T.D. 2018. Two new genera of hard ticks, *Robertsicus* n. gen. and *Archaeocroton* n. gen., and the solution to the mystery of Hoogstraal's and Kaufman's "primitive" tick from the Carpathian Mountains. Zootaxa 4500 (4): 543–552. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4500.4.4> <http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:9B710DFE-6869-479B-A33F-79045E9A006A>
- Belozerov V.N., Kok D.J., Fourie L.J., Voltzit O.V. 2002. Haller's organ and ontogenetic changes in its external structure during life cycle of the tick *Margaropus winthemi* Karsch (Acari: Ixodidae). Entomological Review 82 (7): 809–815.

- Belozherov V.N., Leonovich S.A. 1995. Pathways of regeneration of Haller's sensory organ in ixodid tick *Hyalomma asiaticum* during life cycle. *Journal of Experimental Zoology* 271: 194 – 204.
- Bruce W.A. 1971. Posterior capsule of Haller's organ in the lone star tick, *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae). *Florida Entomologist* 54: 65–72.
- Buczek L., Buczek A., Kusmierz K., Olszewski K., Jasik K. 2002. Ultrastructural investigations of Haller's organ in *Dermacentor reticulatus* (Fabr.) (Acari: Ixodida: Ixodidae), In: *Acarid phylogeny and evolution. Adaptations in mites and ticks*, 227–231.
- Buczek A., Jasik K., Buczek L. 1998. Sense organs in post-embryonic stages of *Hyalomma marginatum marginatum* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae). 1. Tarsal sensory system. *Parassitologia (Rome)* 40 (3): 279–282.
- Burger T.D., Shao R., Beati L., Hilary Miller H., Barker S.C. 2012. Phylogenetic analysis of ticks (Acari: Ixodida) using mitochondrial genomes and nuclear rRNA genes indicates that the genus *Amblyomma* is polyphyletic. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 64 (1): 45–55. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.03.004>
- Caeiro V. 2006. Reflexão sobre a taxonomia actual dos Ixodidae. A sistemática morfológica versus sistemática molecular - o género *Rhipicephalus* eo género *Boophilus*. *Revista Portuguesa de Ciencias Veterinarias* 101 (557–558): 37–39.
- Chow Y.S., Wang C.H. 1975. External structures of Haller's organ of the Ixodes tick. *Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica (Taipei)*, 14: 9–17.
- Cross R.H.M., Von Maltzahn H.C., Whitehead G.B. 1975. A scanning electron microscope investigation of the structure of Haller's organ of the ixodid tick, *Rhipicephalus evertsi* Neumann 1897. *Proceedings of Electron Microscopy Society of South Africa* 5: 77 – 78.
- Dobson S.J., Barker S.C. 1999. Phylogeny of the hard ticks (Ixodidae) inferred from 18S rRNA indicates that the genus *Aponomma* is paraphyletic. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11 (2): 288–295. <https://doi.org/10.1006/mpev.1998.0565>
- Famadas K.M., Serra-Freire N.M., Lanfredi R.M. 1997. Redescription of the larva of *Amblyomma cajennense* (Fabricius) (Acari: Ixodidae) using optical and scanning electron microscopy. *Acarologia* 38 (2): 101–109.
- Foelix R.F., Axtell R.C. 1972. Ultrastructure of Haller's organ in the tick *Amblyomma americanum* L. *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie* 124: 275–292.
- Guglielmo A.A., Robbins R.G., Apanaskevich D.A., Petney T.N., Estrada-Pena A., Horak, I.G., Shao R., Barker S.C. 2010. The Argasidae, Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari: Ixodida) of the world: a list of valid species names. *Veterinary Tropical Diseases, Research Articles*. <http://hdl.handle.net/2263/17278>
- Haller G. 1881. Vorläufige Bemerkungen Über das Gehurorgan der Ixodiden. *Zoologische Anzeiger* 4: 165–167.
- Keirans J.E., Degenhardt W.G. 1985. *Aponomma elaphense* Price, 1959 (Acari: Ixodidae) diagnosis of the adults and nymph with first description of the larva. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 98 (3): 711–717.
- Leonovich S.A., Belozherov V.N. 2004. Regeneration of Haller's sensory organ in two species of hard ticks of the genus *Haemaphysalis* (Acari: Ixodidae). *Experimental and Applied Acarology* 33: 131–144.
- Leonovich S.A., Dimov I. 2012. Sense organs on palps and fore tarsi of gamasid mites (Parasitiformes, Rhinonyssidae), parasites of the nasal cavity of the Great Tit, the Rock Dove, and the Eurasian Coot. *Entomological Review* 92: 1012–1019.
- Murrell A., Barker S.C. 2003. Synonymy of *Boophilus* Curtice, 1891 with *Rhipicephalus* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae). *Systematic Parasitology* 56: 169–172.
- Rechav Y.H., Terry S., Knight M.M., Cross R.M.M. 1977. Chemoreceptor organs used in detection of pheromone(s) of the tick *Amblyomma hebraeum* (Acarina, Ixodidae). *Journal of Medical Entomology* 14: 395–400.
- Waladde S.M. 1977. The sensory nervous system of the adult cattle tick *Boophilus microplus*. II. Scanning electron microscopy. *Journal of Australian Entomological Society* 16: 73–79.
- Wooley T.A. 1972. Some sense organs of ticks as seen by scanning electron microscopy. *Transactions of American Microscopical Society* 91 (1): 35–74.

STRUCTURE OF HALLER'S ORGAN AND TAXONOMY  
OF HARD TICKS (FAMILY IXODIDAE)  
OF THE SUBFAMILY AMBLYOMMINAE

S. A. Leonovich

**Keywords:** Haller's organ, scanning electron microscopy, Ixodidae, Metastrata, Amblyomminae, taxonomy

SUMMARY

The structure of the Haller's organ, the main sensory organ of hard ticks, studied by means of scanning electron microscopy, was analyzed in 40 species of the subfamily Amblyomminae (Metastrata), representatives of the genera *Amblyomma* Koch, 1844 (10 species, including 3 species earlier separated as the genus *Aponomma*), *Anomalohimalaya* Filippova, 1994 (1 species), *Dermacentor* Koch, 1844 (6 species), *Haemaphysalis* Koch, 1844 (6 species), *Hyalomma* Koch, 1844 (6 species), *Margaropus* Pomerantzev, 1947 (1 species), and *Rhipicephalus* Koch, 1844 (10 species, including 2 species earlier distinguished as a separate genus *Boophilus*). The main taxonomic characters (number and topography of anterior pit sensilla and shape of capsular orifice) were distinguished. It was demonstrated that the structure of the organ is specific for separate genera, whereas subgeneric and species differences within the genus are virtually insignificant. On the basis of these results, some modern revisions of the subfamily based exclusively on genetic and molecular data seem doubtful. The obtained data are compared with existing views on taxonomy of metastrata ticks.

УДК 576.895.122 : 594.32 : 591.157

**ЗАРАЖЕННОСТЬ ТРЕМАТОДАМИ МОЛЛЮСКОВ  
*LITTORINA OBTUSATA* (GASTROPODA: LITTORINIDAE),  
ИМЕЮЩИХ РАЗЛИЧНЫЙ ГЕНОТИП ПО ОКРАСКЕ РАКОВИНЫ**

© 2021 г. Е. В. Козминский\*

Зоологический институт РАН,  
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия  
\*e-mail: ekozminsky@gmail.com

Поступила в редакцию 12.04.2021 г.

После доработки 25.04.2021 г.

Принята к печати 31.05.2021 г.

Изучена зараженность литоральных моллюсков *Littorina obtusata*, имеющих различный генотип по окраске раковины, партенитами четырех видов трематод. Установлено, что активность генов, отвечающих за формирование однопигментной пурпурной и оранжевой фоновой окраски раковины, не влияет на уровень заражения моллюсков трематодами. Экстенсивность инвазии литторин с двухпигментной желто-пурпурной фоновой окраской раковины и с рисунком из белых пятен на раковине партенитами *Microphallus piriformes* и *M. pygmaeus* была ниже теоретически ожидаемой. Зараженность моллюсков с коричневыми, белыми и оранжевыми полосами на раковине не отличалась от таковой бесполосых особей. Обнаруженные различия связаны, по-видимому, с генетически обусловленной восприимчивостью к заражению. Обсуждаются возможные последствия дифференциальной зараженности моллюсков с разной окраской раковины с точки зрения повышения устойчивости паразитарных систем и возможного изменения фенотипической структуры популяции хозяина.

**Ключевые слова:** окраска раковины, *Littorina obtusata*, зараженность трематодами, генотип, фенотип

**DOI:** 10.31857/S0031184721040025

Полиморфизм по окраске раковины у моллюсков является широко распространенным явлением (Baceljaui et al., 2001). Благодаря плейотропному действию генов, фенотипические признаки нередко маркируют физиологические различия между особями по отношению к различным факторам окружающей среды (Clarke, 1978; Rosin et al., 2018). Одним из важнейших и широко распространенных факторов, влияющих на популяции животных, является паразитизм. Различная восприимчивость морф к заражению приводит к дифференциальной зараженности особей в популяции хо-

зяина и является одним из факторов, способствующих стабильности паразитарных систем. В то же время, во многих случаях заражение приводит к полной паразитарной кастрации хозяина, что может напрямую влиять на фенотипическую структуру его популяции.

Удобным объектом для изучения подобных взаимодействий между паразитом и хозяином на популяционном уровне являются беломорские моллюски *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758), для которых характерен высокий полиморфизм по окраске раковины (Сергиевский, 1982а, 1982б; Козминский, Лезин, 2007). У особей, имеющих различный фенотип, показано существование физиологических различий по отношению к солености, температуре, продолжительности обсыхания и ряду других факторов (Сергиевский, Бергер, 1984; Бергер и др., 1995; Sokolova, Berger, 2000 и др.). Литторины служат первым промежуточным хозяином для ряда видов трематод (Чубрик, 1966; Подлипаев, 1979; Галактионов, 1983; 1984, 2009; Русанов, Галактионов, 1984; Granovitch et al., 2000; Gonchar, Galaktionov, 2017 и др.) и, в частности, микрофаллид группы “pygmaeus” (Trematoda: Microphallidae), вызывающих тяжелые заболевания водоплавающих птиц (Кулачкова, 1960; 1979). Заражение литторин трематодами приводит к полной паразитарной кастрации моллюсков (Гранович, Сергиевский, 1990; Галактионов, 1993; Ганжа, Гранович, 2008), что может быть основой для направленного изменения структуры популяции.

В условиях наших северных морей различия в зараженности у *L. obtusata*, имеющих различный фенотип, изучались Сергиевским (1986). В последние годы появилось большое количество новых данных о закономерностях формирования и наследования признаков окраски раковины у литторин (Козминский, Лезин, 2007; Козминский и др., 2010; Козминский, 2011, 2014, 2016), что позволяет оценить связь зараженности не только с фенотипом, но и генотипом моллюсков.

Целью настоящего исследования было изучение особенностей заражения паренитами трематод моллюсков *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758), имеющих различный генотип по окраске раковины.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

*Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758) – широко распространенные литоральные моллюски, встречающиеся от нуля глубин до верхней границы зоны произрастания бурых водорослей *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753. Литторины раздельнополы. Высота раковины беломорских *L. obtusata* не превышает 12 мм, максимальный диаметр – 10 мм. Средняя продолжительность жизни моллюсков составляет пять, максимальная – около 10 лет (Козминский, 2006).

Для *L. obtusata* характерен высокий полиморфизм по признакам окраски раковины (Сергиевский, 1982а, 1982б; Козминский, Лезин, 2007). В формировании окраски участвуют четыре пигмента: меланин, два каротиноида и (предположительно) гуанин (Козминский, Лезин, 2007). Меланин отвечает за коричневую (традиционно называемую пурпурной) окраску участков раковины, каротиноиды – желтую и оранжевую, гуанин – белую. На основе одного и того же пигмента могут возникать разные элементы окраски.

Фоновая окраска раковины может формироваться за счет включения в раковину одного, двух и трех пигментов (Козминский, Лезин, 2007)<sup>1</sup>. В зависимости от того, какие пигменты включаются в раковину, формируются различные варианты фоновой окраски: монохроматические (желтая, оранжевая, пурпурная), дихроматические (двухслойные желто-пурпурная, желто-оранжевая, оранжево-пурпурная, бело-пурпурная) и трихроматические (трехслойные желто-оранжево-пурпурная, желто-бело-пурпурная, оранжево-бело-пурпурная). С генетической точки зрения, включение в раковину каждого пигмента является условно простым признаком (Тихомирова, 1990) и контролируется отдельной группой генов, связанных с синтезом, транспортом и распределением пигмента в раковине. Установлено (Козминский, 2014), что при формировании фоновой окраски за включение в раковину пурпурного и желтого пигментов отвечают не менее двух комплементарных генов, а за включение в раковину оранжевого пигмента – минимум один ген. Включение в раковину каждого пигмента доминантно. При формировании монохроматических вариантов окраски активна только одна группа генов, при формировании двухпигментных вариантов – две и при формировании трехпигментных вариантов окраски – сразу три группы генов.

Рисунок из пятен на раковине формируется на основе белого пигмента. Отдельные элементы рисунка представляют собой включения пигмента линзовидной формы, расположенные в верхней части неправильно-призматического слоя раковины (Козминский, Лезин, 2007). Взаимное расположение элементов рисунка и степень их слияния чрезвычайно варьируют. За наличие рисунка отвечают не менее двух комплементарных генов (Козминский и др., 2010). Наличие рисунка доминантно. Широкие продольные полосы формируются как прослойки коричневого, белого и оранжевого пигментов (Козминский, Лезин, 2007; Козминский, 2011, 2016). За формирование каждого типа полос отвечает один двухаллельный ген. В то время как наличие коричневых и белых полос доминантно, наличие оранжевых полос, скорее всего, – рецессивный признак.

Большинство признаков окраски наследуются независимо, однако локусы, отвечающие за формирование коричневых полос и включение в раковину оранжевого пигмента, сцеплены (Козминский, неопубл. данные).

В основу исследования положены данные, собранные в ходе мониторинговых наблюдений за популяционной динамикой *L. obtusata* на западной косе Южной губы о-ва Ряжков (Кандалакшский государственный природный заповедник, 67°00'N, 32°34'E) в период с 2001 по 2016 гг.

Сбор материала осуществлялся один раз в год, в конце августа – начале сентября. Использовались количественные сборы с площадок в 1/40 м<sup>2</sup>, которые были расположены сериями по 3 вдоль трансекты на уровнях 0, 5, 10, 15, 20 и 25 м. Пробы транспортировали в лабораторию, где их промывали пресной водой с помощью почвенного сита с размером ячеек 0.6 мм и разбирали. У обнаруженных *L. obtusata* измеряли максимальный диаметр раковины, фиксировали признаки окраски раковины и – при вскрытии – определяли заражение моллюсков парthenитами трематод<sup>2</sup>. Для последующего анализа отбирали литторин с диаметром раковины 3 мм и более, т.к. при меньшем размере достоверное определение фенотипа и наличия заражения невозможно. Количество обследованных моллюсков приведено в табл. 1.

<sup>1</sup> Детальное описание признаков окраски раковины *L. obtusata* с фотографиями можно найти на сайте Зоологического института РАН, Санкт-Петербург: <https://www.zin.ru/projects/LitPhen/>.

<sup>2</sup> Описания паразитов можно найти в работах Джеймса (James, 1968), Галактионова (1983, 1984, 2009), Гончар и Галактионова (Gonchar, Galaktionov, 2017).

В обследованном местообитании *L. obtusata* служит первым промежуточным хозяином для 9 видов трематод – *Microphallus piriformes*, *M. pygmaeus*, *M. pseudopygmaeus*, *M. triangulatus*, *Podocotyle atomon*, *Cryptocotyle lingua*, *Tristriata anatis*, *Himasthla elongata* и *Renicola* sp. Четыре последних вида встречаются спорадически; экстенсивность инвазии ими не превышает 0.5%. *P. atomon* – достаточно обычный вид, однако проведенный нами разведочный анализ не выявил заметных различий в зараженности этим видом у моллюсков, имеющих различный генотип. Поэтому в настоящей работе анализируются различия в зараженности у *L. obtusata*, инфицированных микрофаллидами группы «*pygmaeus*».

В процессе анализа моллюски были объединены в группы, различающиеся с точки зрения активности генов, отвечающих за разные элементы окраски раковины. В первые три группы вошли *L. obtusata*, у которых активны гены, отвечающие за формирование фоновой окраски с участием пурпурного (особи с пурпурной, желто-, бело-, оранжево-пурпурной и т. п. фоновой окраской), желтого (желтые, желто-пурпурные и желто-оранжевые и т.п. особи) и оранжевого (оранжевые, желто-оранжевые, оранжево-пурпурные и т.п. моллюски) пигментов. К четвертой были отнесены литторины, у которых были активны гены, отвечающие за формирование рисунка из белых пятен на раковине. Оставшиеся три группы составили особи, у которых были активны гены, отвечающие за формирование широких продольных полос коричневого, белого и оранжевого цвета.

При статистической обработке результатов использовались общепринятые статистические методы. В случае генотипов, связанных с формированием фоновой окраски и рисунка из пятен, отдельно для каждого года проведения исследований были построены четырехпольные таблицы наблюдаемых и ожидаемых численностей. Для генотипов, отвечающих за формирование широких продольных полос, ввиду небольшого объема выборок, для каждого генотипа данные были объединены за весь период исследований. Ожидаемые численности, соответствующие ячейкам таблицы, рассчитывались как произведения соответствующих относительных маргинальных частот на объем выборки. Далее, с помощью критерия  $\chi^2$ , сравнивались ожидаемая и реальная зараженность моллюсков с активными и неактивными генами, отвечающими за появление данного признака окраски. При малых объемах выборки значения критерия были рассчитаны с учетом поправки на малые теоретически ожидаемые численности (Nass, 1959). С целью наглядного представления результатов рассчитывалось отношение наблюдаемой к ожидаемой зараженности, эквивалентное (с математической точки зрения) отношению экстенсивности инвазии в данной группе к средней в популяции. В ряде случаев в разные годы прослеживалась одна и та же тенденция к меньшей, чем ожидаемая, зараженности. Подобные систематические (пусть и незначимые со статистической точки зрения) отклонения также свидетельствуют о существовании различий. Вероятность того, что в серии из  $n$  испытаний будет наблюдаться  $m$  или более случаев, когда наблюдаемая численность меньше ожидаемой, и  $n-m$  случаев, когда наблюдаемая численность больше или равна ожидаемой, рассчитывалась по формуле:

$$P = \sum_m^n \left[ \binom{m}{n} p^m q^{(n-m)} \right] = \sum_m^n \left[ \binom{m}{n} (1/2)^n \right]$$

где:  $p$  – вероятность того, что наблюдаемая численность меньше ожидаемой и  $q$  – вероятность того, что наблюдаемая численность больше или равна ожидаемой (предполагается, что  $p$  и  $q$  одинаковы и равны  $1/2$ ). Символом  $\binom{m}{n}$  обозначено число сочетаний из  $n$  элементов по  $m$  элементов.

Для выявления связи между уровнем экстенсивности инвазии и наблюдаемой долей зараженности (от теоретически ожидаемой) использовался коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Дополнительно проводилась проверка возможности аппроксимации зависимости между этими величинами уравнением линейной регрессии и проверка отличия коэффициента регрессии от нуля.

Для проверки предположения о неравномерном распределении генотипов на литорали, при сравнении частот генотипов на площадках в пределах одного уровня литорали и усредненных частот между разными уровнями, использовали  $\chi^2$ -критерий.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

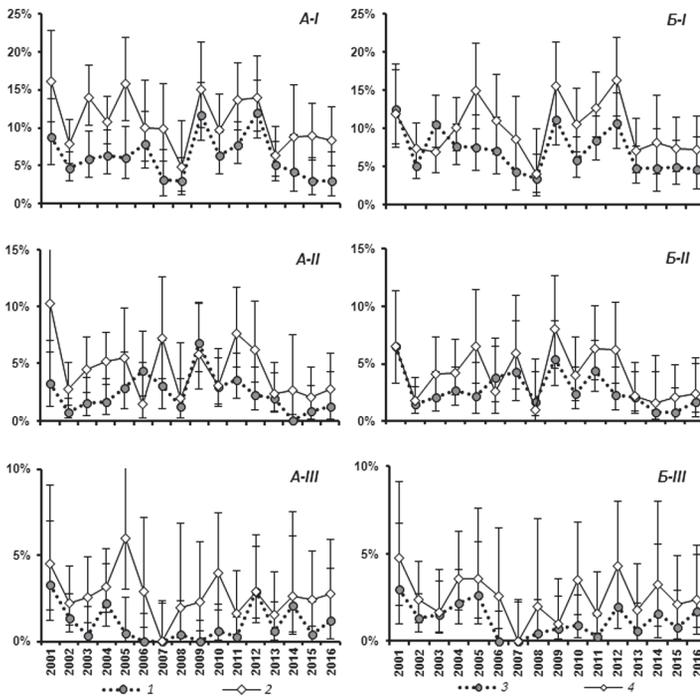
Наиболее распространенным вариантом фоновой окраски раковины в обследованной популяции *Littorina obtusata* были желто-пурпурные моллюски. Их средняя за весь период проведения исследований частота составила 55.0%. Вторыми по обилию были литторины с пурпурной фоновой окраской раковины (42.4%). Чисто оранжевые и желтые особи были относительно редки (2.0 и 0.3% соответственно). Прочие варианты фоновой окраски встречались в следовых количествах; их средняя суммарная частота составила 0.3% за весь период исследований. Доля литторин с рисунком из белых пятен на раковине составила 54.2% особей в популяции. Моллюски с широкими продольными полосами на раковине встречались в небольших количествах; их средняя частота составила 1.5, 0.8 и 0.2% в случае белых, оранжевых и коричневых полос, соответственно.

Сравнение частот генотипов на отдельных площадках в пределах уровней литорали и усредненных частот между разными уровнями литорали не выявило значимых различий.

Вследствие разной встречаемости фенотипов их соотношение в группах особей, имеющих определенный генотип, было не одинаковым. Группа литторин с активными генами, отвечающими за формирование фоновой окраски с участием желтого пигмента, состояла преимущественно из желто-пурпурных моллюсков (в среднем 99.3% за весь период исследований). В группу литторин с активными генами, отвечающими за формирование фоновой окраски с участием пурпурного пигмента, входили примерно в равных соотношениях моллюски с чисто пурпурной (43.4%) и желто-пурпурной (56.3%) фоновой окраской. Группа литторин с активными генами, отвечающими за формирование фоновой окраски с участием оранжевого пигмента, состояла практически полностью из моллюсков с чисто оранжевой фоновой окраской (в среднем 99.9%). Следует отметить, что зараженные микрофаллидами особи с активными генами пурпурной и желтой фоновой окраски наблюдались во все годы проведения исследований, в то время как моллюски с активными генами оранжевой фоновой окраски, в силу своей малочисленности, были отмечены только в 2003, 2011, 2013 и 2015 гг.

Экстенсивность инвазии микрофаллидами *L. obtusata* с фоновой окраской, формирующейся с участием желтого пигмента, во все годы проведения исследований была

ниже зараженности моллюсков с фоновой окраской без его участия (рис. 1А-I). Наблюдаемая экстенсивность инвазии колебалась от 49 до 94% от ожидаемой и составила в среднем 72.5% (рис. 2А). Проверка с помощью критерия  $\chi^2$  показала, что различия были значимы в 9 из 16 случаев ( $\alpha < 0.05$ , табл. 1). Вероятность случайно наблюдать однотипные отклонения на протяжении 16 лет ничтожна и составляет всего  $1.5 \cdot 10^{-5}$ .

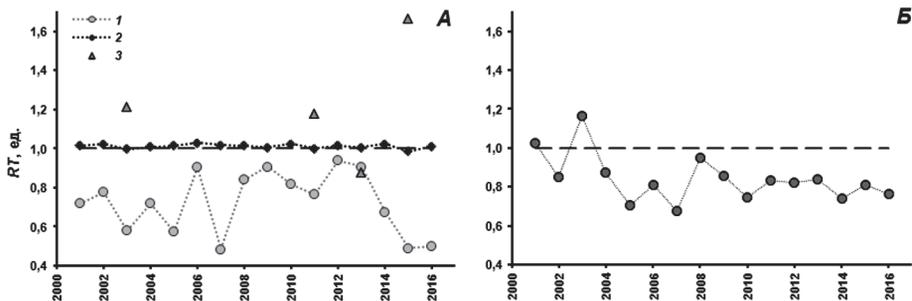


**Рисунок 1.** Экстенсивность инвазии трематодами у *Littorina obtusata*, имеющих различный генотип по окраске раковины.

А – зараженность литторин, у которых фоновая окраска формируется с участием (1) или без участия (2) желтого пигмента; Б – зараженность литторин с рисунком из белых пятен на раковине (3) и литторин, лишенных такового (4). I, II и III – зараженность микрофаллидами группы «pygmaeus» в целом, *Microphallus piriformes* и *M. pygmaeus*, соответственно.

По оси абсцисс – год проведения наблюдений; по оси ординат – экстенсивность инвазии, %. Для каждого значения экстенсивности инвазии приведен точный 95% доверительный интервал.

**Figure 1.** Prevalence with trematodes of *Littorina obtusata* with different colour genotypes. А – prevalence of periwinkles, in which the background shell coloration is formed with (1) or without (2) the participation of yellow pigment; Б – prevalence of periwinkles with the pattern of white pigment spots on the shell (3) and without it (4). I, II and III – prevalence with microphallids of “pygmaeus” group in all, *Microphallus piriformes* and *M. pygmaeus*, respectively. The abscissa shows the sampling time (years), the ordinate shows prevalence, %. Error bars are confidence intervals (95%) of prevalence.



**Рисунок 2.** Отношение наблюдаемой к ожидаемой зараженности ( $RT$ ) микрофаллидами у *Littorina obtusata* с активными генами, отвечающими за формирование фоновой окраски (А) и рисунка из белых пятен (Б).

Цифрами обозначены моллюски с активными генами, отвечающими за формирование фоновой окраски с участием желтого (1), пурпурного (2) и оранжевого (3) пигментов. По оси абсцисс – время отбора проб, годы.

**Figure 2.** The ratio of observed to expected infection ( $RT$ ) with microphallids of *Littorina obtusata* with active genes that are responsible for the formation of the background shell coloration (A) and the pattern of white pigment spots (B).

Numbers denote mollusks with active genes that are responsible for the formation of the background shell coloration with yellow (1), purple (2) and orange (3) pigments. The abscissa shows the sampling time, years.

Связи между величиной экстенсивности инвазии и степенью отклонения наблюдаемой зараженности от ожидаемой не обнаружено. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена  $R_s$  составил 0.185 ( $\alpha \gg 0.05$ ). Коэффициент регрессии при использовании простой линейной зависимости не отличался от нуля ( $\alpha = 0.325$ ).

Анализ зараженности отдельными видами паразитов показал, что наблюдаемая зараженность была ниже ожидаемой только в случае *M. piriformes* и *M. pygmaeus* (в среднем 67.5 и 48.9% от ожидаемой экстенсивности инвазии, соответственно) (рис. 1А-II, 1А-III и 3А). Наблюдаемая зараженность *M. piriformes* была ниже ожидаемой в 9 из 10 изученных случаев. Отклонения были значимы ( $\alpha < 0.05$ ), с точки зрения критерия  $\chi^2$ , для 7 лет наблюдений (табл. 1), однако вероятность таких же или еще более контрастных различий мала ( $\alpha = 0.002$ ). При заражении *M. pygmaeus* одинаковые по знаку отклонения наблюдались в 14 из 15 случаев (вероятность таких же или еще более контрастных различий  $\alpha = 0.001$ ). Проверка с помощью критерия  $\chi^2$  показала, что обнаруженные отклонения были значимы в 7 из 15 случаев ( $\alpha < 0.05$ , табл. 1). В случае *M. pseudopygmaeus* и *M. triangulatus* существенных различий не обнаружено; отношения наблюдаемых значений экстенсивности инвазии к ожидаемым значениям были примерно одинаково часто выше и ниже единицы.

Таблица 1. Значения вероятности, соответствующие рассчитанному значению  $\chi^2$ -критерия, при сравнении наблюдаемой и ожидаемой зараженности *Littorina obtusata*, имеющих различный генотип

Table 1. Probability values, corresponding to the calculated value of the  $\chi^2$  test, when comparing the observed and expected infection of *Littorina obtusata* with different shell colour genotypes.

Год	Фоновая окраска с участием желтого пигмента						Рисунок из белых пятен						N
	MCR	MPiR	MPSD	MPYG	MTRI	MCR	MPiR	MPSD	MPYG	MTRI			
2001	<b>0.037</b>	<b>0.009</b>	0.595	0.526	–	0.868	0.825	<b>0.034</b>	0.371	–	338		
2002	<b>0.046</b>	<b>0.020</b>	0.216	0.320	0.756	0.172	0.722	0.440	0.265	<b>0.010</b>	878		
2003	<b>0.001</b>	<b>0.037</b>	0.496	<b>0.025</b>	0.592	0.140	0.167	0.625	0.892	0.072	583		
2004	<b>0.039</b>	<b>0.010</b>	0.246	0.403	0.766	0.233	0.258	0.275	0.268	0.764	722		
2005	<b>0.002</b>	0.180	<b>0.013</b>	<b>0.001</b>	0.880	<b>0.018</b>	<b>0.032</b>	0.132	0.568	0.768	396		
2006	0.451	0.103	0.255	<b>0.004</b>	–	0.187	0.464	0.089	<b>0.007</b>	–	368		
2007	<b>0.014</b>	0.092	0.148	–	–	0.125	0.492	0.148	–	–	314		
2008	0.399	0.622	0.194	0.125	–	0.796	0.413	0.202	0.118	–	337		
2009	0.319	0.587	0.444	<b>0.003</b>	0.641	0.158	0.255	0.648	0.702	0.748	479		
2010	0.131	0.804	0.742	<b>0.003</b>	–	<b>0.038</b>	0.309	0.953	<b>0.024</b>	–	558		
2011	<b>0.015</b>	<b>0.024</b>	0.521	<b>0.036</b>	0.661	0.080	0.306	0.384	0.071	0.469	640		
2012	0.477	<b>0.024</b>	0.076	0.784	0.706	0.061	<b>0.027</b>	0.508	0.133	0.721	515		
2013	0.537	0.657	0.358	0.239	–	0.254	0.768	0.474	0.153	–	562		
2014	0.141	<b>0.018</b>	0.765	0.765	–	0.279	0.464	0.974	0.351	–	254		
2015	<b>0.006</b>	0.237	<b>0.049</b>	<b>0.045</b>	<b>0.031</b>	0.273	0.193	0.960	0.193	0.513	482		
2016	<b>0.027</b>	0.257	0.767	0.257	–	0.290	0.628	0.808	0.628	0.808	384		

Примечания. Жирным шрифтом выделены значения, достоверные на 5% уровне значимости. MCR – микрофаллиды в целом

(в том числе не идентифицированные до вида партениты на ранних стадиях развития), MPiR – *Microphallus piriformes*,

MPSD – *M. pseudopygmaeus*, MPYG – *M. pygmaeus*, MTRI – *M. triangulatus*. N – количество обследованных особей.

Notes. Values that are significant at the 5% significance level are highlighted in bold. MCR – microphallids of “pygmaeus” group in all,

MPiR – *Microphallus piriformes*, MPSPD – *M. pseudopygmaeus*, MPYG – *M. pygmaeus*, MTRI – *M. triangulatus*.

N – the numbers of periwinkles examined.

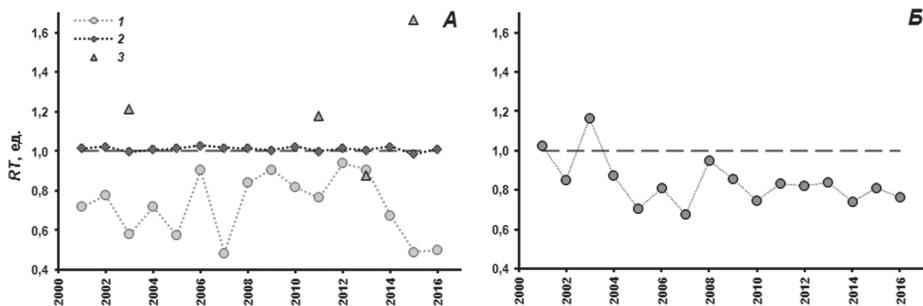
Зараженность микрофаллидами моллюсков с активными генами, отвечающими за формирование фоновой окраски с участием пурпурного и оранжевого пигментов, не отличалась от теоретически ожидаемой (рис. 2А). Отношения наблюдаемых значений экстенсивностей инвазии к ожидаемым значениям у литторин с активными генами пурпурной фоновой окраски практически не отличались от единицы, а у моллюсков с активными генами оранжевой фоновой окраски были примерно одинаково часто выше и ниже единицы. Величина критерия  $\chi^2$  во всех случаях была ниже критической. Таким образом, активность генов, отвечающих за формирование фоновой окраски с участием этих двух пигментов, не влияет на зараженность.

Зараженность микрофаллидами моллюсков с рисунком из белых пятен на раковине в 14 из 16 случаев была ниже, чем экстенсивность инвазии у литторин, не имеющих такового (рис. 1Б-I). Наблюдаемая экстенсивность инвазии колебалась в диапазоне от 68 до 117% от ожидаемой (в среднем 84.2%) (рис. 2Б). Величина критерия  $\chi^2$  превышала критическую ( $\alpha < 0.05$ ) только в двух случаях из 16 (табл. 1), однако вероятность наблюдать сходные или еще более контрастные отклонения была небольшой ( $\alpha = 0.002$ ).

Связи между уровнем экстенсивности инвазии и степенью отклонения наблюдаемой зараженности от ожидаемой, как и в случае фоновой окраски, не обнаружено. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена  $R_s$  составил 0.129 ( $\alpha > 0.05$ ). Коэффициент регрессии при использовании простой линейной зависимости не отличался от нуля ( $\alpha = 0.392$ ).

Анализ зараженности отдельными видами микрофаллид показал, что за обнаруженные различия (как и в случае фоновой окраски) отвечают *M. piriformes* и *M. rugmaeus* (рис. 1Б-II, 1Б-III; 3Б). Наблюдаемая зараженность этими видами трематод составила в среднем 82.7 и 63.8% от ожидаемой, соответственно. При заражении *M. piriformes* наблюдаемая зараженность была ниже ожидаемой в 13 из 16 случаев. Проверка с помощью критерия  $\chi^2$  показала, что отклонения были значимы ( $\alpha < 0.05$ ) только в двух из 16 случаев (табл. 1), однако вероятность таких же или еще более контрастных различий мала ( $\alpha = 0.011$ ). При заражении *M. rugmaeus* во всех случаях значения экстенсивности инвазии были меньше ожидаемых. Величина критерия  $\chi^2$  превышала критическую ( $\alpha < 0.05$ ) только в двух случаях из 15 (табл. 1), однако вероятность случайно наблюдать такие – однотипные – отклонения на протяжении 15 лет невелика и составляет  $3.1 \cdot 10^{-5}$ . В случае *M. pseudopygmaeus* и *M. triangulatus* существенных различий не выявлено.

Различий в зараженности между моллюсками с различными вариантами широких продольных полос на раковине (коричневыми, белыми, оранжевыми) и бесполосыми особями не обнаружено.



**Рисунок 3.** Отношение наблюдаемой к ожидаемой зараженности ( $RT$ ) разными видами микрофаллид у *Littorina obtusata* с активными генами, отвечающими за формирование фоновой окраски с участием желтого пигмента (А) и рисунка из белых пятен (Б). Заражение: 1 – *Microphallus piriformes*, 2 – *M. pseudopygmaeus*, 3 – *M. pygmaeus*, 4 – *M. triangulatus*. На оси абсцисс – время отбора проб, годы.

**Figure 3.** The ratio of observed to expected infection ( $RT$ ) with different species of microphallids of *Littorina obtusata* with active genes that are responsible for the formation of the yellow background shell coloration (A) and the pattern of white pigment spots (B). Infection with: 1 – *Microphallus piriformes*, 2 – *M. pseudopygmaeus*, 3 – *M. pygmaeus*, 4 – *M. triangulatus*. The abscissa shows the sampling time, years.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

У полиморфных видов моллюсков различия по окраске раковины нередко маркируют физиологические различия между особями по отношению к факторам окружающей среды и, в частности, восприимчивости к заражению (Бергер и др., 1995; Sokolova, Berger, 2000; Rosin et al., 2018). Не одинаковая восприимчивость моллюсков к заражению гельминтами может быть связана с различиями в окраске как мягких тканей (Paraense, Correa, 1963; Richards, 1973; Newton, 1955), так и раковины (Сергиевский, 1986; Scheil et al., 2014). Тем не менее наличие такой взаимосвязи необязательно: в ряде случаев связи между окраской раковины и уровнем зараженности не выявлено (Miura et al., 2007; Scheil et al., 2014).

В ходе исследования, выполненного ранее С.О.Сергиевским (1986), была проанализирована зараженность бесполосых *L. obtusata* с пурпурной, желтой, оранжевой и коричневой фоновой окраской. В первом случае были рассмотрены моллюски с рисунком из белых пятен и без такового, в трех оставшихся случаях – только пятнистые особи. Экстенсивность инвазии пурпурных и оранжевых литторин не отличалась от средней в популяции; в то же время зараженность желтых моллюсков была выше, а коричневых – ниже таковой. При сравнении зараженности «пурпурных» *L. obtusata*, имеющих и не имеющих рисунок из белых пятен на раковине, не было выявлено

существенных различий – в разных популяциях экстенсивность инвазии «шашечных» особей могла быть как выше, так и ниже средней в популяции. Экстенсивности инвазии полосатых и бесполосых литторин также не различались.

Наиболее существенной проблемой при сопоставлении полученных нами данных с наблюдениями Сергиевского (1986) является различный подход к группировке особей – по генотипу или видимой окраске раковины, т.е. фенотипу. Различия в использованном подходе позволяют сравнивать выделенные группы только с определенными оговорками. Наиболее существенные расхождения имеют место в случае фоновой окраски. Если группировать моллюсков по генотипу, к конкретной группе относятся все особи с активными генами, отвечающими за включение определенного пигмента в раковину. При группировке по фенотипу в аналогичную группу входят только особи с определенной видимой окраской (т. е. те, у которых активны только гены, отвечающие за включение данного пигмента в раковину; гены, отвечающие за включение в раковину других пигментов, неактивны). Например, включение в раковину пурпурного пигмента происходит у чисто пурпурных, желто-пурпурных, бело-пурпурных и некоторых других моллюсков (см. выше). При группировке по фенотипу в соответствующую группу «пурпурных» особей попадают преимущественно литорины с чисто пурпурной фоновой окраской<sup>3</sup>. С учетом встречаемости различных вариантов фоновой окраски в обследованной нами популяции, можно сопоставить друг другу следующие генотипические и фенотипические группы. Литоринам с активными генами, отвечающими за включение в раковину пурпурного пигмента (преимущественно пурпурные и желто-пурпурные особи), частично соответствуют моллюски с фенотипом «пурпурные». Литоринам, у которых активны гены, отвечающие за включение в раковину оранжевого пигмента, соответствуют особи с фенотипом «оранжевые». Литоринам, у которых активны гены, отвечающие за включение в раковину желтого пигмента (в обследованном местообитании это в основном желто-пурпурные особи), соответствуют моллюски с фенотипом «коричневые».

В случае рисунка из белых пятен генотипические и фенотипические группы примерно соответствуют друг другу. Поскольку рассмотренные С.О. Сергиевским фенотипические группы состоят, преимущественно, из «пятнистых» моллюсков с разными вариантами фоновой окраски, оценить связь между наличием рисунка и уровнем зараженности можно, только сопоставив зараженность пурпурных бесполосых моллюсков с рисунком из белых пятен и зараженность моллюсков без такого рисунка. Необходимо также отметить, что при выделении фенотипических групп С.О. Сергиевским не учитывался цвет широких продольных полос. Поскольку, как показывают

---

<sup>3</sup> Так как в этом случае учитывается только видимая окраска раковины, фенотипическая группа может быть «разбавлена» особями, имеющими другой генотип - например, к группе «желтых» моллюсков могут быть отнесены желто-пурпурные литорины с высокой интенсивностью желтого пигмента.

полученные нами данные (Козминский, 2011, 2016), за полосы разного цвета отвечают разные группы генов, в этом случае возможно только самое общее сопоставление генотипических и фенотипических групп.

С учётом высказанных выше замечаний полученные нами результаты «в целом» согласуются с наблюдениями С.О. Сергиевского (1986). Активность генов, отвечающих за формирование фоновой окраски с участием пурпурного и оранжевого пигментов, в обоих случаях не связана с уровнем зараженности. Зараженность желто-пурпурных моллюсков в нашем случае, так же как и соответствующих им литторин с фенотипом «коричневые», ниже ожидаемой. Различия в уровне экстенсивности инвазии у полосатых и бесполосых моллюсков в обоих случаях не обнаружены. В то же время, зараженность литторин с рисунком из белых пятен на раковине в нашем случае была ниже ожидаемой. Эти расхождения обусловлены, вероятно, более низким уровнем различий у пятнистых моллюсков по сравнению с таковым у особей с желто-пурпурной фоновой окраской в сочетании с меньшим количеством выборок, проанализированных Сергиевским (1986).

Интересно отметить, что судя по данным С.О. Сергиевского, активность генов, отвечающих за формирование чисто желтой фоновой окраски, связана с повышенной восприимчивостью к заражению. В то же время, взаимодействие двух групп генов при формировании желто-пурпурной фоновой окраски приводит к существенному снижению восприимчивости к инвазии. Это показывает, что экстраполировать данные, полученные при изучении генотипов, на соответствующие им фенотипические группы следует с осторожностью.

Различная зараженность *L. obtusata* с разной окраской раковины может быть обусловлена неравномерным распределением инвазионного начала в сочетании с неоднородным распределением моллюсков на литорали, различиями в продолжительности жизни, уровне смертности при заражении, разной восприимчивостью к заражению у моллюсков, имеющих различный генотип, и другими причинами. Для их выявления необходимо проведение специальных исследований, выходящих за рамки настоящей работы. Тем не менее некоторые заключения можно сделать, основываясь на уже имеющейся информации. Факторы, связанные с неоднородным распределением моллюсков на литорали, можно исключить, так как признаков такового в обследованном местообитании не обнаружено. Влияние некоторых других факторов – в частности, различий в продолжительности жизни литторин или их выживаемости при заражении – возможно, но кажется маловероятным, т. к. в ходе наших исследований не обнаружено явных указаний на существование подобных различий. Значительно более вероятным представляется предположение о разной генетически обусловленной восприимчивости моллюсков к заражению. В его пользу свидетельствует, во-первых,

высокий вклад генетических факторов в восприимчивость к гельминтозам у животных вообще и у моллюсков в частности (Richards, 1973; Hansen et al., 1999; Quinnell, 2003; Amarante et al., 2004 и др.). Во-вторых, возможность плейотропного действия генов окраски и связанные с этим действием физиологические различия по отношению к разным факторам внешней среды (Бергер и др., 1995; Sokolova, Berger, 2000; Rosin et al., 2018 и др.). И, в-третьих, существование генов, отвечающих за восприимчивость моллюсков к заражению (Richards, 1975; Ittiprasert et al., 2010; Rodrigues et al., 1999; Dessein et al., 1999; Goodall et al., 2006; Tennessen et al., 2015; Начева, Кутихин, 2016; Famakinde, 2018). Следует также отметить, что различия в зараженности наблюдаются только при заражении двумя из четырех видов микрофаллид – *M. piriformes* и *M. pygmaeus*. Это позволяет предположить, что различия в восприимчивости обусловлены какими-то тонкими биохимическими различиями между видами паразитов.

Необходимо отметить, что уровень отклонений наблюдаемой зараженности от ожидаемой сильно варьирует год от года. Следовательно, делать выводы о различиях в зараженности моллюсков с разной окраской раковины на основании однократных наблюдений следует, как минимум, с осторожностью. Наряду с чисто стохастическими, наиболее вероятными причинами подобных флуктуаций являются, вероятно, изменения восприимчивости хозяина и вирулентности паразита в разные годы. Нельзя исключать также возможность воздействия каких-либо абиотических факторов внешней среды – в том случае, если они каким-либо образом влияют на выживание моллюсков с разной восприимчивостью к инвазии.

Разная восприимчивость особей хозяина к заражению трематодами приводит к перераспределению потока инвазии через популяцию хозяина. Такое перераспределение потока инвазии обеспечивает увеличение стабильности паразитарной системы (Гранович, 2009), т. к. при изменении условий среды одна из фенотипических (или генотипических) групп может оказаться более жизнеспособной и обеспечить сохранение паразитарной системы. С другой стороны, более высокая устойчивость к заражению одной из групп особей хозяина обеспечивает ей определенные эволюционные преимущества. В условиях полной паразитарной кастрации, вызываемой трематодами (Гранович, Сергиевский, 1990; Галактионов, 1993; Ганжа, Гранович, 2008), связанный с этой группой фенотип (генотип) будет распространяться в популяции хозяина, в то время как более восприимчивые фенотипы (генотипы) будут постепенно элиминироваться. Полученные нами данные показывают, что такими имеющими определенные селективные преимущества фенотипами (генотипами) являются литторины с желто-пурпурной фоновой окраской и моллюски с рисунком из белых пятен на раковине. Если наше предположение верно, со временем в популяции должны накапливаться

фенотипы (генотипы) либо с повышенной устойчивостью (желто-пурпурные, шашечные), либо селективно-нейтральные (пурпурные, оранжевые). Чисто желтые литторины, как более восприимчивые к заражению, будут сохраняться в популяции в небольших количествах – за счет выщепления при скрещивании между желто-пурпурными особями. Сходным образом, можно ожидать доминирования в популяции литторин с рисунком из белых пятен на раковине. Результаты наших многолетних наблюдений в целом согласуются со сделанными предположениями. В обследованной популяции действительно доминируют желто-пурпурные (55%) и пурпурные (42%) моллюски, в то время как оранжевые (2%) и желтые (0.3%) *L. obtusata* редки. Моллюсков с рисунком из белых пятен также больше (54%), чем моллюсков, не имеющих такового (46%). В рамки сделанных нами предположений не укладываются моллюски с оранжевой фоновой окраской (их относительно немного), но, вполне вероятно, дефицит особей этого фенотипа обусловлен воздействием каких-то других факторов (например, выеданием хищниками). Можно было бы ожидать значительно большего доминирования пятнистых моллюсков, однако наличие рисунка связано с более слабым изменением восприимчивости к заражению, в то время как гены фоновой окраски играют, очевидно, значительно более важную роль. Более детальный анализ соответствия сформулированной нами гипотезы наблюдаемым данным выходит за рамки настоящей работы и должен быть предметом специального исследования.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Пользуясь случаем, выражаю свою признательность сотруднику ИСиЭЖ СО РАН Е.А. Сербиной за советы и ценные критические замечания, высказанные при подготовке рукописи. Выражаю искреннюю благодарность администрации Беломорской биологической станции ЗИН РАН «Мыс Каргеш» и Кандалакшского государственного природного заповедника, а также всем сотрудникам этих организаций, оказывавшим в разное время ту или иную помощь и поддержку при выполнении работы. Настоящая работа была выполнена при частичной финансовой поддержке ГЗ ЗИН РАН, № АААА-А19-119022690122-5 и РФФИ (проект № 05-04-48056).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бергер В.Я., Богданов Д.В., Сергиевский С.О. 1995. Роль полиморфизма окраски раковины в температурных адаптациях брюхоногого моллюска *Littorina saxatilis* (Olivi). Труды Зоологического института РАН 264: 46–60. [Berger V.Ja., Bogdanov D.V., Sergievsky S.O. 1995. The role of shell colour polymorphism in temperature adaptations of the gastropod *Littorina saxatilis* (Olivi). Proceedings of the Zoological Institute RAS 264: 46–60. (in Russian)].
- Ганжа Е.В., Гранович А.И. 2008. Заражение партенитами трематод приводит к изменению строения пениальных желез самцов литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* (Olivi) и *L. obtusata* (L.). Паразитология 42(1): 13–22. [Ganzha E.V., Granovitch A.I. 2008. Modification of the structure of penial glands in males of the intertidal molluscs *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* under the influence of the infestation by trematode parthenites. Parazitologia 42: 13–22. (in Russian)].

- Галактионов К.В. 1983. Микрофаллиды группы “pygmaeus”. I. Описание видов *Microphallus pygmaeus* (Levinsen, 1881) nec Odhner, 1905 и *M. piriformes* (Odhner, 1905) nom. nov. (Trematoda: Microphallidae). Вестник Ленинградского университета 15: 20–30. [Galaktionov K.V. 1983. Microphallids of the «pygmaeus» group. I. Description of species *Microphallus pygmaeus* (Levinsen, 1881) nec Odhner, 1905 and *M. piriformes* (Odhner, 1905) nom. nov. (Trematoda: Microphallidae). Vestnik Leningradskogo Universiteta 15: 20–30. (in Russian)].
- Галактионов К.В. 1984. Микрофаллиды группы “pygmaeus”. II. Описание вида *Microphallus triangulatus* sp. nov. (Trematoda: Microphallidae). Вестник Ленинградского университета 3: 5–11. [Galaktionov K.V. 1984. Microphallids of the “pygmaeus” group. II. *Microphallus triangulatus* sp. nov. (Trematoda: Microphallidae). Vestnik Leningradskogo Universiteta 3: 5–11. (in Russian)]
- Галактионов К.В. 1993. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae). Апатиты, Изд-во КНЦ РАН, 190 с. [Galaktionov K.V. 1993. Life Cycles of Trematodes as Components of Ecosystems. Apatity, Kola Scientific Centre of the RAS Publ., 190 pp. (In Russian)].
- Галактионов К.В. 2009. Описание марит и определение статуса вида *Microphallus pseudopygmaeus* sp. nov. (Trematoda: Microphallidae). Паразитология 43 (4): 289–299. [Galaktionov K.V. 2009. Description of the maritae and determination of the species status of *Microphallus pseudopygmaeus* sp. nov. (Trematoda: Microphallidae). Parazitologiya 43 (4): 289–299. (in Russian)]
- Гранович А.И. 2009. Паразитарная система как отражение структуры популяции паразитов: концепция и термины. Труды Зоологического института РАН 313 (3): 329–337. [Granovitch A.I. 2009. Parasitic system reflects population structure of a parasite: conception and terms. Proceedings of the Zoological Institute RAS 313 (3): 329–337. (in Russian)].
- Гранович А.И., Сергиевский С.О. 1990. Оценка репродуктивной структуры популяций моллюска *Littorina saxatilis* (Oliv) (Gastropoda: Prosobranchia) в Белом море. Зоологический журнал 69: 32–41. [Granovitch A.I., Sergievsky S.O. 1990. Estimation of reproductive structure of *Littorina saxatilis* (Oliv) (Gastropoda, Prosobranchia) populations in the White Sea. Zoologicheskii Zhurnal 69: 32–41. (in Russian)].
- Козминский Е.В. 2006. Определение возраста у *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia). Зоологический журнал 85 (2): 146–157. [Kozminsky E.V. 2006. Determination of age in *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia). Zoologicheskii Zhurnal 85 (2): 146–157. (in Russian)].
- Козминский Е.В., Лезин П.А. 2007. Распределение пигментов в раковине брюхоногого моллюска *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758). Биология моря 33 (4): 284–290. [Kozminsky E.V., Lezin P.A. 2007. Distribution of pigments in the shell of the gastropod *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758). Russian Journal of Marine Biology 33(4): 238–244. (In Russian)]
- Козминский Е.В., Лезин П.А., Фокин М.В. 2010. Наследование рисунка из белых пятен на раковине у *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia). Генетика 46 (12): 1652–1659. [Kozminsky E.V., Lezin P.A., Fokin M.V. 2010. A study of inheritance of white spots on the shell of *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia). Russian Journal of Genetics 46 (12): 1455–1461. (in Russian)].
- Козминский Е.В. 2011. Изучение наследования продольных полос на раковине у моллюсков *Littorina obtusata* и *Littorina saxatilis* (Gastropoda, Prosobranchia). Генетика 47 (8): 1112–1119. [Kozminsky E.V. 2011. Inheritance of longitudinal shell bands in the snails *Littorina obtusata* and *Littorina saxatilis* (Gastropoda, Prosobranchia). Russian Journal of Genetics 47 (8): 987–993. (in Russian)].
- Козминский Е.В. 2014. Особенности наследования фоновой окраски раковины у моллюсков *Littorina obtusata* (Gastropoda, Littorinidae). Генетика 50 (10): 1177–1187. [Kozminsky E.V. 2014. Inheritance of the background shell color in the snails *Littorina obtusata* (Gastropoda, Littorinidae). Russian Journal of Genetics 50 (10): 1177–1187. (in Russian)].

- Козминский Е.В. 2016. Наследование продольных белых полос на раковине у моллюсков *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia). Генетика 52 (8): 991–995. [Kozminskiy E.V. 2016. Inheritance of longitudinal white stripes on the shell of mollusks *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia). Russian Journal of Genetics 52 (8): 991–995 (in Russian)]
- Кулачкова В.Г. 1960. Гибель птенцов обыкновенной гаги и причины, ее вызывающие. Труды Кандалякшского заповедника 3: 91–116. [Kulachkova V.G. 1960. Gibel ptcencov obyknovnoy gagi i prichiny ee vyzvuyushchie. Trudy Kandalakshskogo zapovednika 3: 91–116. (in Russian)].
- Кулачкова В.Г. 1979. Гельминты как причина смертности обыкновенной гаги в вершине Кандалякшского залива. В кн.: Экология и морфология гаг в СССР. М.: Наука, 119–125. [Kulachkova V.G. 1979. Gel'minty kak prichina smertnosti obyknovnoy gagi v vershine Kandalakshskogo zaliva. V kn.: Ekologiya i morfologiya gag v SSSR. M.: Nauka, 119–125. (in Russian)].
- Начева Л.В., Кутихин А.Г. 2016. Генетика восприимчивости к гельминтозам у человека. Российский паразитологический журнал 37 (3): 296–303. [Nacheva L.V., Kutikhin A.G. 2016. Genetics of susceptibility to human helminthiasis. Russian Journal of Parasitology 37 (3): 296–303. (in Russian)]. <https://doi.org/10.12737/21667>
- Подлипаев С.А. 1979. Парthenиты и личинки трематод литоральных моллюсков Восточного Мурмана. В кн.: Экологическая и экспериментальная паразитология. Вып. 2. Л., изд-во ЛГУ, 47–101. [Podlipaev S.A. 1979. Partenitny i lichinki trematod litoralnyh mollyuskov Vostochnogo Murmana. V kn.: Ekologicheskaya i eksperimental'naya parazitologiya. Vyp. 2. L., Izd-vo LGU, 47–101. (in Russian)].
- Русанов Н.И., Галактионов К.В. 1984. Сезонная динамика развития и размножения парthenит *Podocotyle atomon* (Rudolphi, 1802) (Trematoda: Opencolidae) в литоральных моллюсках Баренцева моря. В кн.: Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты, изд. Кольского филиала АН СССР, 41–51. [Rusanov N.I., Galaktionov K.V. 1984. Seasonal dynamics of development and reproduction of the parthenitae of *Podocotyle atomon* (Rudolphi, 1802) (Trematoda: Opencolidae) in the littoral molluscs of the Barents Sea. In: Ecological-Parasitological Investigations of the Northern Seas. Apatity, Kola Branch of the USSR Academy of Sciences Publ., 41–51 (in Russian)].
- Сергиевский С.О. 1982а. Экологическое изучение полиморфизма литорального моллюска *Littorina obtusata* (L.) в Белом море. В кн.: Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов Белого моря. Л., Наука, 78–79. [Sergievsky S.O. 1982a. Ekologicheskoe izuchenie polimorfizma litoralnoy mollyuski *Littorina obtusata* (L.) v Belom more. V kn.: Problemy izucheniya i racionalnogo ispolzovaniya biologicheskikh resursov Belogo morya. L., Nauka, 78–79. (in Russian)].
- Сергиевский С.О. 1982б. Фенотипическая структура континуальных популяций. В кн.: Фенетика популяций. М., Наука, 104–111. [Sergievsky S.O. 1982b. Fenotipicheskaya struktura kontinual'nykh populyacij. V kn.: Fenetika populyacij. M., Nauka, 104–111. (in Russian)].
- Сергиевский С.О., Бергер В.Я. 1984. Физиологические различия основных фенотипов окраски раковины *Littorina obtusata* (L.). Биология моря 2: 36–44. [Sergievsky S.O., Berger V.Ja. 1984. Physiological differences between the major shell colour phenotypes of the periwinkle *Littorina obtusata* (L.). Biologiya Morya 2: 36–44. (in Russian)].
- Сергиевский С.О. 1986. Различия в зараженности парthenитами трематод особей разных фенотипов у литорального моллюска *Littorina obtusata*. Паразитология 20 (1): 61–65. [Sergievsky S.O. 1986. Different rates of infection of phenotypes of the littoral mollusc *Littorina obtusata* by trematode parthenits. Parazitologiya 20 (1): 61–65. (in Russian)].
- Тихомирова М.М. 1990. Генетический анализ. Л.: Изд-во ЛГУ, 280 с. [Tihomirova M.M. 1990. Geneticheskij analiz. L.: Izdatelstvo LGU, 280 pp. (in Russian)].

- Чубрик Г.К. 1966. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей. Труды ММБИ 10 (14): 78–159. [Chubrik G.K. 1966. Fauna i ekologiya lichenok trematod iz mollyuskov Barenceva i Belogo morej. Trudy MMBI 10 (14): 78–159. (in Russian)].
- Amarante A.F.T., Bricarello, P.A., Rocha R.A., Gennari S.M. 2004. Resistance of Santa Ines, Suffolk and Ile de France sheep to naturally acquired gastrointestinal nematode infections. *Veterinary Parasitology* 120 (1–2): 91–106. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2003.12.004>
- Backeljau T., Baur A., Baur B. 2001. Population and Conservation Genetics. In: *The Biology of Terrestrial Molluscs* (Barker G.M., ed). Wallingford UK: CAB International Publishing, 383–412.
- Clarke Br. 1978. Some contributions of snails to the development of ecological genetics. In: *Ecological genetics: the interface* (ed. P.F. Brussard). N. Y.–Heidelberg–Berlin, 159–170.
- Dessein A.J., Hillaire D., Elwali N.E. et al. 1999. Severe hepatic fibrosis in *Schistosoma mansoni* infection is controlled by a major locus that is closely linked to the interferon-gamma receptor gene. *American Journal of Human Genetics* 65: 709–721.
- Famakinde D.O. 2018. Treading the path towards genetic control of snail resistance to schistosome infection. *Tropical Medicine and Infectious Disease* 3 (3): 86. <https://doi.org/10.3390/tropicalmed3030086>
- Gonchar A., Galaktionov K.V. 2017. Life cycle and biology of *Tristriata anatis* (Digenea: Notocotylidae): morphological and molecular approaches. *Parasitology Research* 116 (1): 45–59. <https://doi.org/10.1007/s00436-016-5260-6>
- Goodall C.P., Bender R.C., Brooks J.K., Bayne C.J. 2006. *Biomphalaria glabrata* cytosolic copper/zinc superoxide dismutase (SOD1) gene: Association of SOD1 alleles with resistance/susceptibility to *Schistosoma mansoni*. *Molecular and Biochemical Parasitology* 147: 207–210. <https://doi.org/10.1016/j.molbiopara.2006.02.009>
- Granovitch A.I., Sergievsky S.O., Sokolova I.M. 2000. Spatial and temporal variation of trematode infection in coexisting populations of intertidal gastropods *Littorina saxatilis* and *L.obtusata* in the White Sea. *Diseases of Aquatic Organisms* 41: 53–64.
- Hansen D.S., Clery D.G., Estuningsih S.E., Widjajanti S., Partoutomo S., Spithill T.W. 1999. Immune responses in Indonesian thin tailed sheep during primary infection with *Fasciola gigantica*: lack of a species IgG2 antibody response is associated with increased resistance to infection in Indonesian sheep. *International Journal for Parasitology* 29 (7): 1027–1035.
- Ittiprasert W., Miller A., Myers J., Nene V., El-Sayed N.M., Knight M. 2010. Identification of immediate response genes dominantly expressed in juvenile resistant and susceptible *Biomphalaria glabrata* snails upon exposure to *Schistosoma mansoni*. *Molecular and Biochemical Parasitology* 169: 27–39. <https://doi.org/10.1016/j.molbiopara.2009.09.009>
- James B.L. 1968. The distribution and keys of species in the family Littorinidae and of their digenean parasites, in the region of Dale, Pembrokeshire. *Field Studies* 2: 615–650.
- Miura O., Nishi S., Chiba S. 2007. Temperature-related diversity of shell colour in the intertidal gastropod *Battilaria*. *Journal of Molluscan Studies* 73 (3): 235–240. <https://doi.org/10.1093/mollus/eym019>
- Nass C.A.G. 1959. The  $\chi^2$  test for small expectations in contingency tables, with special reference to accidents and absenteeism. *Biometrika* 46: 365–385.
- Newton W.L. 1955. The establishment of a strain of *Australorbis glabratus* which combines albinism and high susceptibility to infection with *Schistosoma mansoni*. *Journal of Parasitology* 41: 526–528.
- Paraense W.L., Correa L.R. 1963. Variation in susceptibility of populations of *Australorbis glabratus* to a strain of *Schistosoma mansoni*. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo* 5: 15–22.
- Quinnell R.J. 2003. Genetics of susceptibility to human helminth infection. *International Journal for Parasitology* 33: 1219–1231.

- Richards C.S. 1973. Susceptibility of adult *Biomphalaria glabrata* to *Schistosoma mansoni* infection. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 22: 748–756.
- Richards C.S. 1975. Genetic factors in susceptibility of *Biomphalaria glabrata* for different strains of *Schistosoma mansoni*. Parasitology 70: 231–241.
- Rodrigues V. Jr., Piper K., Couissinier–Paris P. et al. 1999. Genetic control of schistosome infections by the SMI locus of the 5q31-q33 region is linked to differentiation of type 2 helper T lymphocytes. Infection and Immunity 67: 4689–4692.
- Rosin Z.M., Kwieciński Z., Lesicki A., Skórka P., Kobak J., Szymańska A., Osiejuk T.S., Kałuski T., Jaskulska M., Ryjanowski P. 2018. Shell colour, temperature, (micro)habitat structure and predator pressure affect the behaviour of *Cepaea nemoralis*. The Science of Nature 105: 35. <https://doi.org/10.1007/s00114-018-1560-2>
- Scheil A.E., Hilsman S., Triebkorn R., Köhler H.-R.. 2014. Shell colouration and parasite tolerance in two helicoid snail species. Journal of Invertebrate Pathology 117: 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2014.01.003>
- Sokolova I.M., Berger V.Ja. 2000. Physiological variation related to shell colour polymorphism in White Sea *Littorina saxatilis*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 245: 1–23.
- Tennessen J.A., Bonner K.M., Bollmann S.R., Johnstun J.A., Yeh J.Y., Marine M., Tavalire H.F., Bayne C.J., Blouin M.S. 2015. Genome-wide scan and test of candidate genes in the snail *Biomphalaria glabrata* reveal new locus influencing resistance to *Schistosoma mansoni*. PLOS Neglected Tropical Diseases 9 (9): e0004077. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0004077>

INFECTION WITH TREMATODES OF THE SNAILS  
*LITTORINA OBTUSATA* (GASTROPODA: LITTORINIDAE)  
 WITH DIFFERENT SHELL COLOUR GENOTYPES

E. V. Kozminsky

**Keywords:** shell colour, *Littorina obtusata*, infection with trematodes, genotype, phenotype

SUMMARY

Infection with trematodes of the littoral snails *Littorina obtusata*, that have different shell colour genotypes, was studied. It was found that activity of genes that are responsible for the formation of the purple and orange background shell coloration does not affect infection level of trematodes in periwinkles. Prevalence of *L. obtusata* with the yellow-purple background shell coloration and with the pattern of white pigment spots on the shell by *Microphallus piriformes* and *M. pygmaeus* partenits was lower than the theoretically expected one. Prevalence of mollusks with purple, orange or white bands on the shell did not differ from that of bandless individuals. The differences found are apparently associated with a genetically determined susceptibility to infection. Possible consequences of different infection level of trematodes in periwinkles with different shell colour genotypes for stability of parasitic systems and changes in the phenotypic structure of the host population are discussed.

УДК 576.8

**ГЕЛЬМИНТЫ МАЛОГЛАЗОГО МАКРУРУСА  
*ALBATROSSIA PECTORALIS*  
В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА:  
РЕТРОСПЕКТИВНЫЙ АНАЛИЗ НАИБОЛЕЕ МАССОВЫХ ВИДОВ**

© 2021 г. Н. Л. Асеева<sup>a</sup>, И. И. Гордеев<sup>b, c, \*</sup>

<sup>a</sup>Тихоокеанский филиал ФГБНУ ВНИРО («ТИНРО»),  
пер. Шевченко, 4, г. Владивосток, 690024 Россия

<sup>b</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,  
ул. Верхняя Красносельская, д. 17, Москва, 107140 Россия

<sup>c</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,  
Ленинские горы, 1/12, Москва, 119234 Россия

\*e-mail: gordeev\_ilya@bk.ru

Поступила в редакцию 29.04.2021 г.

После доработки 18.05.2021 г.

Принята к печати 21.05.2021 г.

Проведен ретроспективный анализ зараженности малоглазого макруруса *Albatrossia pectoralis* Gilbert, 1892 на Дальнем Востоке четырьмя видами паразитов — *Gonocerca* sp., *Anisakis* sp., *Nybelinia* sp. и *Kudoa* sp. Ретроспективные данные включают сведения, собранные на борту промысловых и научно-исследовательских судов выборочно в период с 1968 по 2018 г. Всего исследована 2091 особь *A. pectoralis*. Наиболее высокие значения экстенсивности и интенсивности инвазии среди гельминтов отмечены для *Gonocerca* sp. В Беринговом море зараженность этой трематодой была наибольшей, а в Охотском море и в открытых водах северо-западной части Тихого океана — несколько ниже.

**Ключевые слова:** Дальний Восток, морская паразитология, Gadidae

**DOI:** 10.31857/S0031184721040037

Малоглазый макрурус, или малоглазый долгохвост *Albatrossia pectoralis* Gilbert, 1892 (Actinopterygii, Gadiformes), широко распространен в северной части Тихого океана и является одной из самых крупных рыб этого региона (Тупоногов, Кодолов, 2014). В настоящий момент малоглазый и другие макрурусы являются объектом активного целевого промышленного лова на Дальнем Востоке России (Orlov, Rabazanov, 2019). Их мышечная ткань характеризуется высоким содержанием белков и, в то же

время, низким содержанием липидов, в печени много жиров и витаминов, а икра имеет хорошие вкусовые качества, что делает макрурусов ценным сырьем для изготовления различной продукции. При этом запасы макрурусов в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне недоиспользуются, что объясняется сложностью лова на больших глубинах, невысоким (хотя и стабильным) спросом на продукцию из них на российском рынке и высокочувствительной технологией переработки (Орлов и др., 2007; Карпенко, Кращенко, 2017; Шульгина, Давлетшина, 2019). В уловах обычно преобладают особи в возрасте 6–12 лет и размером 60–110 см (Токранов и др., 2005). При этом подтвержденная продолжительность жизни составляет 32 года для самок и 27 лет для самцов (Орлов и др., 2007). Основной пищей малоглазого макруруса служат десятиногие ракообразные (крабы, креветки), рыбы, в меньшей степени – полыхеты и головоногие моллюски (Чучукало, 2006).

При использовании в пищу тех или иных продуктов животного происхождения обычно ставится вопрос об их безопасности – наличии в них токсинов и паразитов, которые могут быть опасны для здоровья человека. Таким образом, исследование паразитофауны глубоководных рыб, к которым относится и *A. pectoralis*, интересно как с точки зрения рационального использования их популяций, так и для понимания особенностей биологии глубоководных видов и их вовлеченности в паразитические жизненные циклы. Данных о зараженности *A. pectoralis* немного. Впервые гельминты из гонад макруруса *Gonocerca oshoro* Shimazu, 1970 были описаны в заливе Аляска (Shimazu, 1970). В дальнейшем этот вопрос был освещен в нескольких работах (Красин, 1976; Коротчаева, 1981; Швецова, Поздняков, 1999; Асеева, Красин, 2001; Sokolov et al., 2018), однако имеющиеся сведения по большей части фрагментарны. У малоглазого макруруса ранее были отмечены моногенея *Cyclocotyloides pinguis* (Linton, 1940) Price, 1943 (Мамаев, Авдеев, 1981); нематоды *Anisakis simplex sensu lato* и *Anisakis physeteris* (Baylis, 1923) (Соловьева, 1990; 1994; 1999), а также *Contracaecum osculatatum* (Rudolphi, 1802) Baylis, 1920 и *Ascarophis orientalis* Spasski & Rakova, 1958 (Соловьева, 1990; 1994), *Neoascarophis insulana* (Solov'eva, 1991) (Соловьева, 1990; 1991; 1994); трематода *Gonocerca pectorali* Shvetsova, 2013 (Швецова, 2013); микоспоридии *Kudoa* sp., *Unicapsula schulmani* Aseeva, Krasin, 2001 и *Unicapsula pacifica* Aseeva, Krasin, 2001 (Красин, 1979; Асеева, Красин, 2001; Асеева, 2012).

В данной статье мы приводим новые сведения о зараженности *A. pectoralis*, полученные в результате анализа ранее не опубликованных ретроспективных материалов.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Паразитологическое вскрытие макрурусов в Охотском и Беринговом морях, а также в открытых водах северо-западной части Тихого океана и прикурильских водах проводилось сотрудниками ТИНРО-Центра (в настоящее время Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО») в период с 1968 г. по 2018 г. Данные о времени и месте вылова приведены в табл. 1–3. Все особи были выловлены при помощи донного или разноглубинного трала. Методом полного или частичного паразитологического вскрытия были изучены 1088 особей в открытых водах

северо-западной части Тихого океана, 427 особей в Беринговом море и 576 особей в Охотском море (табл. 1–3, рис. 1). Вскрытие рыб и фиксация паразитов выполнялись по общепринятым методикам (Быховская-Павловская, 1969; 1985).

Приводимые нами в настоящей работе ретроспективные данные по зараженности *A. pectoralis* трудно привести к общему знаменателю из-за большого разброса как дат, глубин и координат вылова, так и количества проанализированных особей. Поэтому в разделе «Результаты» мы приводим общие параметры зараженности для трех акваторий (табл. 4), а также выявленные особенности. Показатели зараженности рассчитаны в соответствии с Bush et al. (1997). Коэффициенты корреляции Пирсона (R) и Спирмана ( $r_s$ ) рассчитаны в программе PAST ver. 4.05 (Hammer et al., 2001). Картографические проекции выполнены в программе QGIS (3.16) (QGIS project, 2021).

**Таблица 1.** Биологическая характеристика исследованных особей, координаты и глубины вылова в северо-западной части Тихого океана и прикурильских водах

**Table 1.** Biological characteristics of the studied specimens, coordinates, and depths of catch in the north-western part of the Pacific Ocean and in the waters of the Kuril Islands

Судно	Дата вылова	Координаты	Глубины, м	Количество исследованных особей	TL, см <sup>1</sup>
РТ «Адлер»	20.11.1968	54°50' с.ш., 161° в.д.	500–680	24	45–66
НПС «Геракл»	11.01.1969	54° с.ш., 160° в.д.	450	19	48–73
НПС «Профессор Дерюгин»	10.07.1972	55°37' с.ш., 165° в.д.	370–400	45	56–92
НПС «Профессор Дерюгин»	26.02.1973	42° с.ш., 144° в.д.	600	72	78–101
НПС «Шантар»	14.03.1975	41°45' с.ш., 141° в.д.	900–1200	15	40–110
НПС «Шантар»	20.05.1976	45°49' с.ш., 149° в.д.	600–1200	45	66–134
БМРТ «Юнонна»	27.12.1979	43°09' с.ш., 147° в.д.	500–1250	85	76–111
РТМС «Дарвин»	18.01.1981	44°06' с.ш., 148° в.д.	900–1200	61	56–145
РТМС «Дарвин»	24.01.1981	44° с.ш., 149° в.д.	1080	8	82–140
БМРТ «Мыс Дальний»	01.03.1982	42°04' с.ш., 147° в.д.	900–1000	234	76–115
РТМС «Дарвин»	07.02.1983	44°04' с.ш., 148° в.д.	500–630	158	68–98
НИС «Профессор Леванидов»	29.04.2009	44° с.ш., 148° в.д.	450–1200	268	60–142
НИС «Профессор Леванидов»	20.04.2017	48° с.ш., 154° в.д.	800–900	54	88–102
Итого:				1088	40–145

<sup>1</sup> – длина от кончика рыла до кончика хвоста.

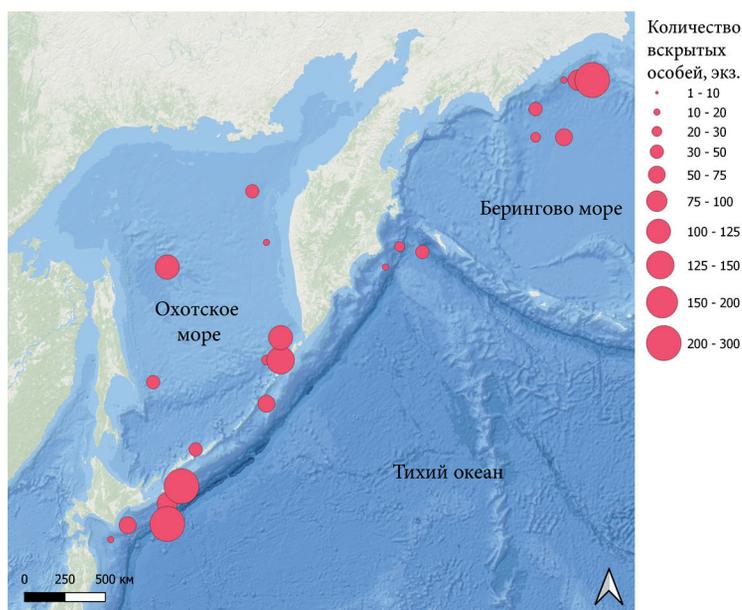


Рисунок 1. Карта мест исследования.

Figure 1. Map of research sites.

Таблица 2. Биологическая характеристика исследованных особей, координаты и глубины вылова в Беринговом море

Table 2. Biological characteristics of the studied specimens, coordinates, and depth of catch in the Bering Sea

Судно	Дата вылова	Координаты	Глубины, м	Количество исследованных особей	TL, см <sup>1</sup>
РТ «Альба»	09.11.1972	59° с.ш., 173° в.д.	500	23	45–66
РТ «Адлер»	21.08.1977	60° с.ш., 173° в.д.	600–1200	45	48–73
РТ «Адлер»	30.07.1977	61° с.ш., 175° в.д.	1000	17	56–92
НИС «Шантар»	09.07.1980	61° с.ш., 176° в.д.	500–600	83	78–101
РТМС «Новодруцк»	05.08.1982	61° с.ш., 177° в.д.	500–1500	205	40–110
НИС «Бухаро»	23.07.2017	59° с.ш., 175° в.д.	550–1200	54	66–134
Итого:				427	40–134

<sup>1</sup> – длина от кончика рыла до кончика хвоста.

**Таблица 3.** Биологическая характеристика исследованных особей, координаты и глубины вылова в Охотском море

**Table 3.** Biological characteristics of the studied specimens, coordinates, and depth of catch in the Sea of Okhotsk

Судно	Дата вылова	Координаты	Глубины, м	Количество исследованных особей, экз.	TL, см <sup>1</sup>
Охотское море	09.11.1972	55° с.ш., 154° в.д.	400–500	15	52–74
РТ «Сескар»	20.07.1976	50° с.ш., 155° в.д.	800–1000	28	53–100
НПС «Посейдон»	21.07.1977	50° с.ш., 155° в.д.	480–500	45	57–84
НПС «Шантар»	26.05.1980	50° с.ш., 154° в.д.	480–500	25	73–91
РТМС «Дарвин»	02.06.1982	50° с.ш., 155° в.д.	500–1200	126	61–121
РТМС «Дарвин»	–.08.1982.	51° с.ш., 155° в.д.	700–800	110	45–112
БМРТ «Мыс Бабушкина»	10.07.1985	49° с.ш., 146° в.д.	600–1600	43	56–105
СРТМ «Гневный»	21.11.1986	51° с.ш., 155° в.д.	500–600	26	–
НИС «Профессор Леванидов»	18 04. 2009	57° с.ш., 153° в.д.	600–1600	48	34–145
«Восток-1»	21.06.2018	54° с.ш., 147° в.д.	500–1000	110	67–115
Итого:				576	34–145

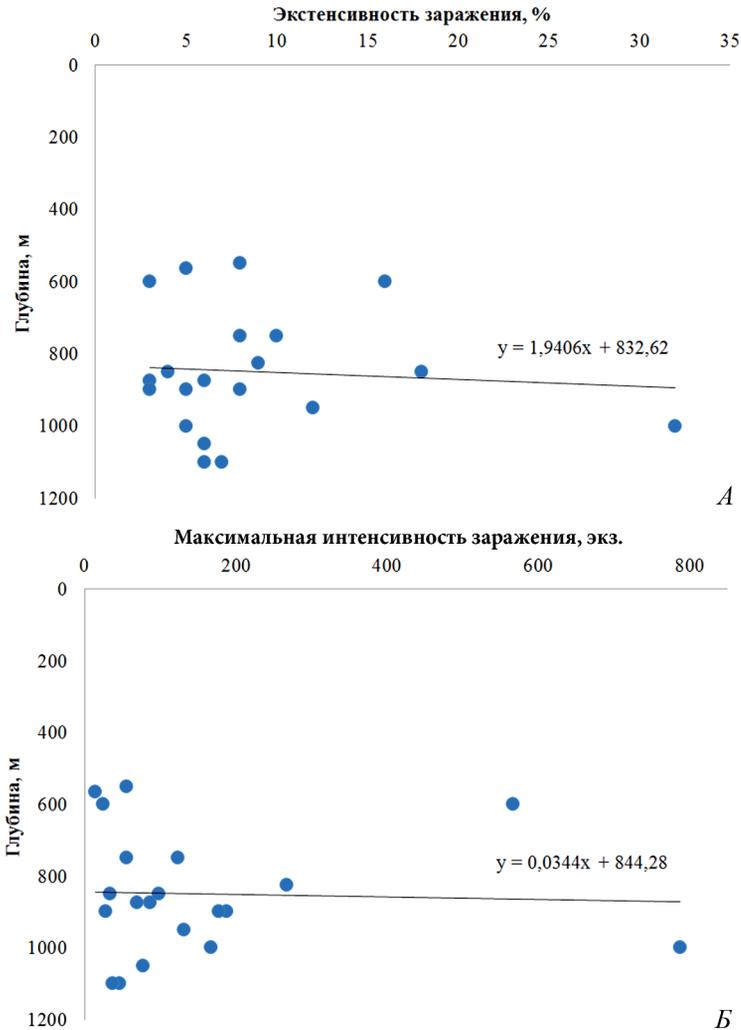
Примечания. Прочерк – нет данных; <sup>1</sup> – длина от кончика рыла до кончика хвоста.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Из рейсовых отчетов об исследовании малоглазого макруруса удалось выделить данные о зараженности его четырьмя массовыми видами паразитов: *Gonocerca* sp., *Anisakis* sp., *Nybelinia* sp. и *Kudoa* sp. (табл. 4). Все особи, зараженные *Gonocerca* sp., были самками. Имеющиеся в нашем распоряжении данные, к сожалению, не позволяют оценить среднюю интенсивность заражения. Помимо этого, летом 1982 г. (БМРТ «Мыс Дальний», табл. 1) у 5 рыб в мускулатуре были обнаружены многостворчатые микоспоридии рода *Uncapsula*, которые также как и *Kudoa* sp. диффузно располагались по всему телу.

Наблюдались различия в зараженности личинками *Anisakis* sp. и *Nybelinia* sp. макруруса из прикурильских вод с тихоокеанской (северные Курилы) и охотоморской (южные Курилы) сторон – с охотоморской стороны Курильских о-вов не обнаружены личинки нематод *Anisakis* sp.

Большинство макруросов, зараженных *Gonocerca* sp., были пойманы на глубине от 600 до 1100 м (рис. 2А, 2Б), при этом слабая положительная корреляция между глубиной и экстенсивностью и максимальной интенсивностью заражения не имеет статистической поддержки ( $R=0.04$ ,  $p>0.05$ ;  $r_s=0.17$ ,  $p>0.05$  и  $R=0.08$ ,  $p>0.05$ ;  $r_s=-0.04$ ,  $p>0.05$ , соответственно). Зависимости между средней длиной тела хозяина и уровнем зараженности отмечено не было, при том, что большая часть исследованных особей была длиной 75–100 см (TL).



**Рисунок 2.** Зараженность *Albatrossia pectoralis* трематодой *Gonocerca* sp. в зависимости от глубины.

**Figure 2.** Infection of *Albatrossia pectoralis* with the trematode *Gonocerca* sp. depending on the depth.

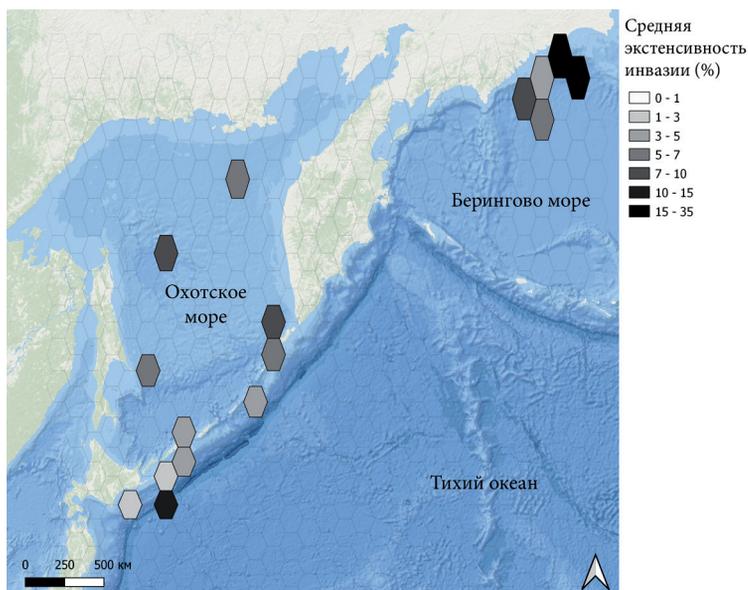
Анализ межгодовой динамики показал, что во всех трех исследованных акваториях Дальнего Востока в начале 1980-х годов имело место повышение зараженности гоноцеркой, с пиком в 1982 г. Однако из-за нерегулярности получения данных (табл. 1–3) это единственная отмеченная закономерность. При этом имеется достоверная положительная корреляция между количеством исследованных особей и показателями экстенсивности ( $R=0.52$ ;  $p<0.05$ ;  $r_s=0.49$ ,  $p<0.05$ ). Положительная корреляция между максимальным показателем интенсивности и количеством исследованных особей также прослеживается, но не является достоверной ( $R=0.40$ ,  $p>0.05$ ;  $r_s=0.24$ ,  $p>0.05$ ).

Наибольшая экстенсивность и интенсивность инвазии среди гельминтов отмечена для *Gonocerca* sp. В Беринговом море зараженность этой трематодой была наибольшей, а в Охотском море и в открытых водах северо-западной части Тихого океана несколько ниже (табл. 4, рис. 3).

**Таблица 4.** Зараженность *Albatrossia pectoralis* массовыми видами паразитов в Беринговом и Охотском морях, а также в открытых водах северо-западной части Тихого океана по ретроспективным данным

**Table 4.** Infection of *Albatrossia pectoralis* by common parasite species in the Bering Sea, the Sea of Okhotsk, and open waters of the northwestern part of the Pacific Ocean according to retrospective data

Вид паразита / акватория	Экстенсивность, %	Пределы интенсивности	Локализация
<i>Gonocerca</i> sp.			
Тихий океан	7.47	1–268	Гонады
Берингово море	20.37	2–788	
Охотское море	8.85	1–123	
<i>Anisakis</i> sp.			
Тихий океан	0.55	1–1	Висцеральная масса и мускулатура
Берингово море	1.17	1–1	
Охотское море	0.35	1–1	
<i>Nybelinia</i> sp.			
Тихий океан	0.46	1–2	Мускулатура
Берингово море	0.23	1–2	
Охотское море	2.26	1–2	
<i>Kudoa</i> sp.			
Тихий океан	0.46	–	Мускулатура
Берингово море	–	–	
Охотское море	0.35	–	



**Рисунок 3.** Распределение средней экстенсивности инвазии *Gonocerca* sp.  
**Figure 3.** Spatial distribution of *Gonocerca* sp. mean prevalence of infection.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Как видно из частоты проводимых исследований и продолжительной истории изучения, *A. pectoralis* представляет большой интерес, так как является объектом промышленного рыболовства. Однако возможности экстрагирования ретроспективных данных из рейсовых отчетов и их анализ были в значительной степени ограничены как методическими различиями при сборе этих данных, так и неполным их характером. Так, остались неизвестны средняя интенсивность инвазии всех четырех видов, перечисленных в табл. 4. Отсутствие точного видового определения в большинстве отчетов не позволяет идентифицировать всех трематод как *Gonocerca oshoro* Shimazu, 1970, а всех цестод как *Nybelinia surmenicola* Okada in Dollfus, 1929. Однако, учитывая локализацию трематод исключительно в яичниках макрурусов и их высокий показатель интенсивности, а также крайне широкое распространение плероцеркоидов *N. surmenicola* в рыбах дальневосточных морей (Буторина, 1999; Gordeev, Sokolov, 2020), мы предполагаем, что все найденные цестоды и трематоды или их большая часть принадлежали к этим видам. Длина от кончика рыла до кончика хвоста, которую обычно измеряют у рыб (Правдин, 1966), у макруруса не является единственным и обязательным параметром при выполнении биологического анализа. Длинный и тонкий хвост макрурусов часто обламывается. Общая длина (TL) при этом неадекватно отражает истинные размеры. В связи с этим у макрурусов также измеряют длину от

кончика рыла до начала анального плавника (preanal fin length) и до анального отверстия (preanal length), которые находятся в более стабильной корреляции с возрастом и весом рыб (Orlov, Tokranov, 2008; Tuponogov et al., 2008). Эти данные в большинстве отчетов также отсутствуют.

Несмотря на наличие пика интенсивности инвазии *Gonocerca* sp. в начале 1980-х годов, отсутствие непрерывного ряда данных о зараженности *A. pectoralis* гоноцеркой, а также наличие положительной корреляции между интенсивностью инвазии и количеством исследованных особей не позволяют нам рассуждать о наличии цикличности в появлении минимумов и максимумов зараженности. При этом колебания уровня зараженности морских рыб ожидаемы и описаны, например, для лососей Дальнего Востока (Поспехов и др., 2014; Gordeev, Sokolov, 2020). Большая экстенсивность и интенсивность инвазии *Gonocerca* sp. на всем рассматриваемом промежутке времени в Беринговом море, по-видимому, связана с мозаичностью распределения промежуточных хозяев. По аналогии с другими гемиуридами можно предположить, что их роль в жизненном цикле *Gonocerca* sp. выполняют ракообразные.

*Albatrossia pectoralis* ведет придонный образ жизни, что коррелирует с зараженностью трематодами. Участие в жизненном цикле цестод и анизакид малоглазый макрурус, по-видимому, обязан обитанию на большом горизонте глубин – от 140 до 3500 м (Федоров и др., 2003), который включает фотическую зону обитания планктона. Также заражение может происходить при осадении личинок цестод на дно вместе с «дождем трупов». Согласно действующему регламенту «О безопасности рыбы и рыбной продукции» (ТР УФЭС 040/2016), наличие личинок гоноцерок как в мышечной ткани тушки тресковых, так и в продукции из переработанного сырья не запрещено, в отличие, например, от личинок анизакид. Однако не вызывает сомнения, что наличие нескольких сотен трематод в яичниках может сильно испортить товарный вид продукции при реализации икры макруруса (Карпенко, Кращенко, 2017; Шульгина, Давлетшина, 2019), что делает мониторинг зараженности *A. pectoralis* актуальным и востребованным.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность С.Г. Соколову (ИПЭЭ РАН, Москва) за ценные советы, а также З.И. Мотора (Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО», Владивосток) и А.В. Ермоленко (ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток) за помощь в поиске литературы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Асеева Н.Л. 2012. Микоспоридии (Multivalvulida) промысловых рыб Тихого океана. Тезисы докл. конференции, посвящённой 80-летию КамчатНИРО, Петропавловск-Камчатский, 26–28 сентября 2012, 509–514. [Aseeva N.L. 2012. Muxosporidia (Multivalvulida) commercial fish in the Pacific Ocean. Abstracts of the conference dedicated to the 80th anniversary of KamchatNIRO, Petropavlovsk-Kamchatsky, September 26–28, 2012, 509–514. (in Russian)].
- Асеева Н.Л., Красин В.К. 2001. О новых находках представителей семейства Trilosporidae (Мухоспорида: Multivalvulida) в рыбах Тихого океана. Паразитология 35 (4): 353–356. [Aseeva N.L., Krasin V.K. 2001. On new records of the family Trilosporidae (Muxosporida: Multivalvulida) from fishes of Pacific Ocean. Parazitologiya 35 (4): 353–356. (in Russian)].
- Буторина Т.Е. 1999. Класс Cestoda. В кн.: Волков А.Ф., Гаврилов Г.М., Поздняков С.Е., Родин В.Е., Фадеев Н.С., Шунтов В.Р., Самойлова Н.С. (ред.). Паразитические черви рыб дальневосточных морей и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток, ТИНРО—Центр, 10–22. [T.E. Butorina 1999. The Cestoda Class. In: Volkov A.F., Gavrillov G.M., Pozdnyakov S.E., Rodin V.E., Fadeev N.S., Shuntov V.R., Samoilova N.S. (eds). Parasitic worms of fish of the Far Eastern seas and adjacent waters of the Pacific Ocean. Vladivostok, TINRO-Center, 10–22. (in Russian)].
- Быховская-Павловская И.Е. 1969. Паразитологическое исследование рыб. Л., Наука, 109 с. [Bykhovskaja-Pavlovskaja I.E. 1969. Parasitological research of fish. Leningrad, Nauka, 109 pp. (in Russian)].
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб: руководство по изучению. Л., Наука, 120 с. [Bykhovskaja-Pavlovskaja I.E. 1985. Fish parasites. A manual. Leningrad, Nauka, 120 pp. (in Russian)].
- Карпенко Ю.В., Кращенко В.В. 2017. Анализ современных технологий переработки глубоководных рыб на примере макруруса малоглазого Мирового океана. I Национальная заочная научно-техническая конференция «Инновационное развитие рыбной отрасли в контексте обеспечения продовольственной безопасности Российской Федерации», Владивосток, 22 декабря 2017 г., 181–184. [Karpenko Yu.V., Krashchenko V.V. 2017. Analysis of modern technologies for processing deep-sea fish on the example of grenadier of the little-eyed World Ocean. I National extramural scientific and technical conference “Innovative development of the fishing industry in the context of ensuring food security of the Russian Federation”, Vladivostok, December 22, 2017, 181–184. (in Russian)].
- Коротаева В.Д. 1981. Трематоды промысловых рыб Тихого океана, имеющие практическое значение. Симпозиум по паразитологии и патологии морских организмов. Тез. докл. сов. участников. Л., 13–16 октября 1981 г., 44–47. [Korotaeva V.D. 1981. Trematodes of commercial fish of the Pacific Ocean of practical importance. Symposium on Parasitology and Pathology of Marine Organisms. Abstracts. soviet participants. Leningrad, October 13–16, 1981, 44–47. (in Russian)].
- Красин В.К. 1976. Зараженность миксо- и микроспоридиями мускулатуры рыб северо-восточной части Тихого океана. Тезисы докладов II Всесоюзного симпозиума по паразитам и болезням морских животных. Калининград, сентябрь 1976 г., 35–36. [Krasin V.K. 1976. Muxo- and microsporidial infestation of fish muscles in the northeastern Pacific Ocean. Abstracts. II All-Union symposium on parasites and diseases of marine animals. Kaliningrad, September 1976, 35–36. (in Russian)].
- Красин В.К. 1979. Микоспоридии рыб северной части Тихого океана. Тезисы докладов симпоз. по паразитологии и патологии морских организмов. Л., 13–16 октября 1981 г., 47–49. [Krasin V.K. 1979. Muxosporidium fishes of the North Pacific Ocean. Abstracts of the symposium on parasitology and pathology of marine organisms. Leningrad, October 13–16, 1981, 47–49. (in Russian)].

- Мамаев Ю.Л., Авдеев Г.В. 1981. Моногенеи некоторых батинальных рыб северо-западной части Тихого океана. Биология и систематика гельминтов. Владивосток, ДВНЦ АН ССР, 54–70. [Mamaev Yu.L., Avdeev G.V. 1981. Monogenea of some bathyal fishes of the Northwest Pacific Ocean. Biology and taxonomy of helminths. Vladivostok, Far East Scientific Center of the Academy of Sciences of the USSR, 54–70. (in Russian)].
- Орлов А.М., Абрамов А.А., Токранов А.М. 2007. Некоторые черты биологии малоглазого *Albatrossia pectoralis* и пепельного *Coryphaenoides cinereus* макрурусов в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки. Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Доклады VII международной научной конференции, посвященной 25-летию организации Камчатского отдела Института биологии моря. Петропавловск-Камчатский, 27–28 ноября 2007 г., 120–148. [Orlov A.M., Abramov A.A., Tokranov A.M. 2007. Some features of the biology of the giant grenadier *Albatrossia pectoralis* and the popeye grenadier *Coryphaenoides cinereus* in the Pacific waters of the northern Kuril Islands and Southeastern Kamchatka. Conservation of biodiversity of Kamchatka and adjacent seas: Proceedings of the VII international scientific conference dedicated to the 25th anniversary of the organization of the Kamchatka department of the Institute of Marine Biology. Petropavlovsk-Kamchatsky, November 27–28, 2007, 120–148. (in Russian)].
- Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И., Орловская О.М. 2014. Паразитические черви проходных лососевых рыб северного Охотоморья. Магадан, Кордис, 128 с. [Pospekhov V.V., Atrashkevich G.I., Orlovskaya O.M. 2014. Parasitic worms of anadromous salmonids of the northern part of the Sea of Okhotsk. Magadan, Kordis; 128 pp. (in Russian)].
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М., Пищевая промышленность, 376 с. [Pravdin I.F. 1966. Guide to the study of fish. Moscow. Pishch. prom-st., 376 pp. (in Russian)].
- Соловьёва Г.Ф. 1990. Нематоды семейства Anisakidae из рыб дальневосточных морей. 9-е Всесоюзное совещание по паразитам и болезням рыб: Тезисы докладов Петрозаводск, март 1991, 119–120. [Solovjeva G.F. 1990. Nematodes of the family Anisakidae from fish of the Far Eastern seas. 9th All-Union meeting on fish parasites and diseases: Abstracts. Petrozavodsk, March 1991, 119–120. (in Russian)].
- Соловьёва Г.Ф. 1991. *Metabronema insulanum* sp. n. (Nematoda: Spirurina) – паразит глубоководных рыб Тихого океана. Паразитология 25 (6): 556–558. [Solovjeva G.F. 1991. *Metabronema insulanum* sp. n. (Nematoda, Spirurina), a parasite of deep water fishes from the Pacific. Parazitologija 25 (6): 556–558.]
- Соловьёва Г.Ф. 1994. Нематоды промысловых рыб северо-западной части Тихого океана. Паразиты морских и проходных рыб бассейна Тихого океана. Известия ТИНРО 117: 65–73. [Solovjeva G.F. 1994. Commercial fish nematodes in the Northwest Pacific. Parasites of marine and anadromous fish of the Pacific Ocean basin. Izvestiya TINRO 117: 65–73. (in Russian)].
- Соловьёва Г.Ф. 1999. Класс Nematoda. В кн.: Волков А.Ф., Гаврилов Г.М., Поздняков С.Е., Родин В.Е., Фадеев Н.С., Шунтов В.Р., Самойлова Н.С. (ред.) Паразитические черви рыб дальневосточных морей и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток, ТИНРО-Центр, 60–73. [Solovjeva G.F. 1999. Class Nematoda. In: Volkov A.F., Gavrilov G.M., Pozdnyakov S.E., Rodin V.E., Fadeev N.S., Shuntov V.R., Samoilova N.S. (eds) Parasitic worms of fish of the Far Eastern seas and adjacent waters of the Pacific Ocean. Vladivostok, TINRO-Center, 60–73. (in Russian)].
- Токранов А.М., Орлов А.М., Шейко Б.А. 2005. Промысловые рыбы материкового склона прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский, Камчатпресс, 52 с. [Tokranov A.M., Orlov A.M., Sheiko B.A. 2005. Commercial fish of the continental slope of the Kamchatka waters. Petropavlovsk-Kamchatsky, Kamchatpress, 52 pp. (in Russian)].

- ТР УФЭС 040/2016. 2016. Технический регламент Евразийского экономического союза «О безопасности рыбы и рыбной продукции», 57 с. [TR EEU 040/2016. 2016. Technical Regulations of the Eurasian Economic Union “On the safety of fish and fish products”, 57 pp. (in Russian)].
- Тупоногов В.Н., Кодолов Л.С. 2014. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. Владивосток, Русский остров, 336 с. [Tuponogov V.N., Kodolov L.S. 2014. Field guide to commercial and common fish species in the Far Eastern seas of Russia. Vladivostok, Russian Island, 336 pp. (in Russian)].
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В., Шестаков А.В., Волобуев В.В. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток, Дальнаука, 204 с. [Fedorov V.V., Chereshevnev I.A., Nazarkin M.V., Shestakov A.V., Volobuev V.V. 2003. Catalog of marine and freshwater fish of the northern part of the Sea of Okhotsk. Vladivostok, Dalnauka, 204 pp. (in Russian)].
- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nektona и nektobentosa в дальневосточных морях. Владивосток, ТИНРО-Центр, 484 с. [Chuchukalo V.I. 2006. Nutrition and nutritional relationships of nekton and nektobenthos in the Far Eastern seas. Vladivostok, TINRO-Center, 484 pp. (in Russian)].
- Швецова Л.С. 2013. Новый вид *Gonocerca pectoralis* sp. nov. (Hemiurata: Derogenidae) из *Albatrossia pectoralis* (Gilbert, 1891) (Gadiformes: Macrouridae). Паразитология 47 (4): 344–348. [Shvetsova L.S. 2013. A new trematode species, *Gonocerca pectoralis* sp. n. (Hemiurata: Derogenidae) from *Albatrossia pectoralis* (Gilbert, 1891) (Gadiformes: Macrouridae). Parazitologiya 47 (4): 344–348. (in Russian)].
- Швецова Л.С., Поздняков С.Е. 1999. Класс Trematoda. В кн.: Волков А.Ф., Гаврилов Г.М., Поздняков С.Е., Родин В.Е., Фадеев Н.С., Шунтов В.Р., Самойлова Н.С. (ред.) Паразитические черви рыб дальневосточных морей и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток, ТИНРО-Центр, 23–50. [Shvetsova L.S., Pozdnyakov S.E. 1999. Trematoda. In: Volkov A.F., Gavrilov G.M., Pozdnyakov S.E., Rodin V.E., Fadeev N.S., Shuntov V.R., Samoilova N.S. (eds) Parasitic worms of fish of the Far Eastern seas and adjacent waters of the Pacific Ocean. Vladivostok, TINRO-Center, 23–50. (in Russian)].
- Шульгина Л.В., Давлетшина Т.А. 2019. Пищевая ценность макруруса черного – объекта глубоководного промысла. Материалы и методы инновационных научно-практических исследований и разработок: сборник статей международной научно-практической конференции, Калуга, 28 октября 2019 г., 25–29. [Shulgina L.V., Davletshina T.A. 2019. Nutritional value of black grenadier – deep-sea fishing object. Materials and methods of innovative scientific and practical research and development: collection of articles of the international scientific and practical conference, Kaluga, October 28, 2019, 25–29. (in Russian)].
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. J. Parasitology 83 (4): 575–583. <https://doi.org/10.2307/3284227>
- Goardeev I.I., Sokolov S.G. 2020. Macroparasites of epipelagic and eurybathic fishes in the north-western Pacific Ocean. Invertebrate Zoology 17 (2): 118–132. <https://doi.org/10.15298/invertzool.17.2.02>
- Hammer O. Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. “PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis”. Palaeontologia electronica 4.1
- Orlov A.M., Rabazanov N.I. 2019. Past, present and future of deep-sea fisheries in the global oceans. Modern Approaches in Oceanography and Petrochemical Sciences 3 (2): 255–257. <https://doi.org/10.32474/MAOPS.2019.03.000157>
- Orlov A.M., Tokranov A.M. 2008. Some ecological and biological features of giant and popeye grenadiers in the Pacific waters off the Northern Kuril Islands and Southeastern Kamchatka. Grenadiers of the world oceans: Biology, stock assessment and fisheries. American Fish. Society Symposium 63. American Fish. Society. Bethesda, Maryland, 225–260.

- QGIS project. 2021. QGIS Desktop User Guide/Manual Режим доступа: [https://docs.qgis.org/3.16/ru/docs/user\\_manual/index.html](https://docs.qgis.org/3.16/ru/docs/user_manual/index.html) (18 мая 2021 г.)
- Shimazu T. 1970. *Gonocerca oshoro* sp. n. (Trematoda: Hemiuridae) from the ovary of the rat tail, *Nematonurus pectoralis* from the Gulf of Alaska. Japanese Journal of Parasitology 19 (3): 278–281.
- Sokolov S.G., Atopkin D.M., Gordeev I.I., Shedko M.B. 2018. Phylogenetic position of the genus *Gonocerca* Manter, 1925 (Trematoda, Hemiuroidea), based on partial sequences of 28S rRNA gene and reconsideration of taxonomic status of Gonocercinae Skrjabin et Guschanskaja, 1955. Parasitology International 67: 74–78. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2017.03.007>
- Tuponogov B.N., Orlov A.M., Kodolov L.S. 2008. The most abundant grenadiers of the Russian Far East EEZ: Distribution and basic biological patterns. Grenadiers of the world oceans: biology, stock assessment and fisheries. American Fish Society Symposium 63. American Fish Society. Bethesda, Maryland, 285–316.

HELMINTHS OF THE GIANT GRENADIER *ALBATROSSIA PECTORALIS*  
IN THE NORTHERN PACIFIC OCEAN:  
A RETROSPECTIVE ANALYSIS OF THE MOST COMMON SPECIES

N. L. Aseeva, I. I. Gordeev

**Keywords:** Far East, marine parasitology, Gadidae

SUMMARY

A retrospective analysis of the infection of the giant grenadier *Albatrossia pectoralis* by four species of parasites – *Gonocerca* sp., *Anisakis* sp., *Nybelinia* sp. and *Kudoa* sp. in the Far East is represented. Historical material includes data collected on board of fishing and research vessels in 1968–2018 (selectively). A total of 2,091 individuals of *A. pectoralis* were dissected. The greatest prevalence and intensity of infection among helminths were recorded for *Gonocerca* sp. In the Bering Sea the infection with this trematode was the highest. In the Sea of Okhotsk and in the open waters of the northwestern part of the Pacific Ocean it was slightly lower.

УДК 595.771

**ОПРЕДЕЛЕНИЕ АКТИВНОСТИ КАТАЛАЗЫ  
У КРОВСОСУЩИХ КОМАРОВ  
С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МОЛИБДАТА АММОНИЯ  
И РЕАКЦИОННОЙ БУФЕРНОЙ СРЕДЫ НА ОСНОВЕ  
3-(N-МОРФОЛИНО)ПРОПАНСУЛЬФОНОВОЙ КИСЛОТЫ**

**©2021 г. А. В. Разыграев<sup>а, б, \*</sup>**

<sup>а</sup>Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1,  
Санкт-Петербург, 199034 Россия

<sup>б</sup>Санкт-Петербургский государственный химико-фармацевтический университет

Министерства здравоохранения РФ,  
проф. Попова, 4, С.-Петербург, 197376 Россия

\*e-mail: a.v.razygraev@gmail.com

Поступила в редакцию 10.10.2020 г.

После доработки 21.01.2021 г.

Принята к печати 30.01.2021 г.

Метод, предложенный Reizer и Widelock в 1955 г., а затем в более простом виде – Королюком и соавторами в 1988 г. для определения активности каталазы, адаптирован для определения активности фермента в гомогенатах кровососущих комаров. Убыль концентрации  $H_2O_2$  – субстрата каталазы – оценивается по цветной реакции  $H_2O_2$  с молибдатом аммония. Метод модифицирован с использованием буферного раствора на основе MOPS (pH 7.4). Поглощение реакционной смеси при 410 нм вследствие образования комплекса пероксида водорода и молибдата увеличивается почти линейно при использовании возрастающих рабочих концентраций  $H_2O_2$  в реакционной смеси до значений около 8 мМ. Выбранная рабочая концентрация  $H_2O_2$  составила 8.2 мМ, время инкубации – 4 мин, температура инкубации – 25°C. При величинах активности каталазы в реакционной смеси до 0.72 мМ  $H_2O_2$  / мин скорость реакции распада  $H_2O_2$  под действием фермента почти не снижается за 4 мин инкубации. Скорость реакции пропорциональна содержанию белка в реакционной смеси. Результаты определения активности каталазы настоящим методом хорошо коррелируют с результатами, полученными при прямом измерении убыли  $H_2O_2$  при 253 нм. Метод удобен для серийного определения активности фермента в индивидуальных гомогенатах комаров. С применением данного метода показаны различия по величине каталазной активности между некоторыми таксонами внутри сем. Culicidae.

**Ключевые слова:** метод, MOPS, пероксид водорода, фермент, антиоксидантная функция, кровососущие комары, Culicidae

**DOI:** 10.31857/S0031184721040049

Каталаза, супероксиддисмутаза и глутатионпероксидаза – важные ферментативные компоненты антиоксидантной системы насекомых и других животных (Felton, Summers, 1995). Супероксиддисмутаза катализирует превращение высокотоксичного супероксидного радикала в менее токсичный пероксид водорода ( $H_2O_2$ ), а каталаза и глутатионпероксидаза обеспечивают детоксикацию  $H_2O_2$  (Torres, 2002). Согласно данным Sim и Denlinger (2011), у диапаузирующих взрослых самок кровососущих комаров *Culex pipiens* L. отмечается повышенная экспрессия генов супероксиддисмутазы (*sod-2*) и каталазы, что увеличивает продолжительность жизни этих самок, повышает стрессоустойчивость и тем самым позволяет им пережить холодный период года. Более того, увеличенная экспрессия каталазы предотвращает апоптоз клеток фолликулов яичников у зимующих самок (Sim, Denlinger, 2011). Ввиду столь важной роли данный фермент может оказаться перспективной мишенью при разработке методов регуляции численности кровососущих комаров.

Для фундаментально-научного и прикладного исследования роли каталазы необходимо использовать методы количественного определения ее активности. К настоящему времени разработано немало методов определения активности этого фермента в разных биологических образцах, и наиболее доступными из них остаются спектрофотометрические методы. В ультрафиолетовом диапазоне длин волн каталазную активность измеряют непосредственно по убыли концентрации пероксида водорода (Beers, Sizer, 1952), используя коэффициенты молярного поглощения  $H_2O_2$  для разных длин волн (Aebi, 1974, 1984; Razygraev, 2020). Однако более привлекательными и пригодными для анализа широкого спектра неочищенных образцов, содержащих фермент, являются методы, основанные на образовании окрашенных продуктов реакций. Поглощение этих продуктов регистрируется в видимом диапазоне длин волн.

В 1870 г. Schönн обнаружил желтое окрашивание раствора при взаимодействии пероксида водорода с молибдатом в кислой среде (Isaacs, 1922; Mellon, 1952), и в первой половине 20 в. данная реакция стала использоваться, хотя и очень ограниченно, для определения концентрации пероксида водорода (Isaacs, 1922). В середине 20 в. эту реакцию использовали для определения каталазной активности в культурах *Mycobacterium tuberculosis* (Peizer, Widelock, 1955). В 1988 г. была опубликована работа Королюка с соавторами (1988), в которой описывается применение реакции пероксида водорода с молибдатом аммония для определения активности каталазы в сыворотке крови и гомогенатах тканей, после чего метод стал широко применяться. При ознакомлении с методом в оригинальной статье возникает, однако, немало

вопросов, в частности относительно стабильности pH реакционной среды. Улучшение метода сразу после выхода статьи Королюка проводилось другими исследователями (Góth, 1991) вплоть до относительно недавнего времени (Hadwan, Abed, 2016) с использованием слабощелочных фосфатных буферных растворов.

В настоящей работе была поставлена цель модифицировать метод определения каталазной активности с использованием молибдата аммония для работы с гомогенатами кровососущих комаров и применить для этого широко используемую в биохимии буферную среду на основе 3-(N-морфолино)пропансульфоновой кислоты (MOPS) (Boveris et al., 1976; Wada et al., 2008; Al-Rabadi et al., 2009; Hoobler et al., 2013).

Исследование предусматривало решение неспецифических задач, связанных со спектрофотометрическими свойствами самой реакции  $H_2O_2$  и молибдата аммония и со свойствами буферной среды, и специфических, связанных со свойствами конкретного биоматериала, содержащего каталазную активность. В первой группе задач – оценка зависимости поглощения окрашенного комплекса при 410 нм от концентрации  $H_2O_2$ , величины сдвига pH при внесении растворителя биоматериала в MOPS-буфер, стабильности поглощения окрашенного продукта при комнатной температуре. Во второй группе задач – проверка линейности зависимости величины убыли поглощения при 410 нм от длительности реакции, катализируемой каталазой комаров, и от содержания экстракта ткани комаров в реакционной смеси; оценка точности и воспроизводимости метода; оценка вклада оптической плотности биоматериала в величину оптической плотности опытных проб при 410 нм; сравнение результатов определения удельной каталазной активности, полученных методом с использованием молибдата аммония и MOPS-буфера и методом прямой регистрации убыли  $H_2O_2$  по поглощению в ультрафиолетовом диапазоне в фосфатном буфере.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

### Сбор и предварительная обработка материала

Взрослые самки кровососущих комаров *Culex pipiens* L., 1758 и *Culiseta annulata* (Schrank, 1776) были собраны 22 марта 2020 г. в привходовых частях Саблинских пещер (Тосненский р-н, Ленинградская обл.). *Culex pipiens* зимует в Саблинских пещерах вместе с морфологически близким к нему видом *Cx. torrentium*, поэтому среди смеси двух видов выбирали самок, которых можно было обоснованно отнести к *Cx. pipiens*. Для этого использовали морфометрический индекс  $r_{2/3}/r_3$ , по которому виды имеют разные распределения. Этот индекс рассчитывается как соотношение между длиной «рукоятки» радиальной жилки и длиной задней ветви «вилки» радиальной жилки, упирающейся в край крыла. (Börstler et al., 2014). Морфометрический индекс  $r_{2/3}/r_3$ , усредненный по двум крыльям, у выбранных самок составил 0.147–0.180, что является сильным свидетельством принадлежности их к виду *Cx. pipiens* (Разыграев, Шулешко, 2018). В остальном определение видов комаров

(в том числе самцов, см. ниже) проводилось согласно определительным таблицам Гуцевича с соавторами (1970) и Becker с соавторами (Becker et al., 2010).

Самцы собраны в Санкт-Петербурге и Ленинградской обл. с июня по октябрь 2019 г. и с мая по июль 2020 г. из роев (*Ochlerotatus communis* (De Geer) 26.05 и 9.06.2020), с соцветий *Aegopodium podagraria* L. (*Culex territans* Walker и *Culiseta fumipennis* (Stephens), 3.07.2020), *Tanacetum vulgare* L. (*Cx. pipiens* L. и *Cx. torrentium* Martini, 6.08.2019), среди зарослей *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и других злаков (*Coquillettidia richiardii* (Ficalbi), 28.06.2019 и 6.07.2020), на обнажениях песчаника в привходовых частях пещер (*Anopheles maculipennis* s. l., 6 и 15.10.2019) и использованы в настоящей работе только при сравнении двух методик определения каталазной активности.

Комаров содержали в пластиковых контейнерах объемом 60–900 мл (в зависимости от объема сборов) в течение 1 сут (1 самец *A. maculipennis* – в течение 2 сут) при комнатной температуре. Доступность воды – *ad libitum*. Самцы также получали сахарозу *ad libitum*. Затем комаров замораживали при  $-10^{\circ}\text{C}$ , переносили в  $-80^{\circ}\text{C}$ , хранили при этой температуре, размораживали и гомогенизировали каждого из них 60 с в стеклянном гомогенизаторе в холодном 0.05 М К-Na-фосфатном буфере (pH 7.9) в отношении 100 мкл буфера на 1 мг массы интактного комара. Непосредственно перед гомогенизацией у самок отделяли крылья и ноги, а у самцов также головной отдел и каудальную часть абдомена с 7-го сегмента (для последующего определения таксономической принадлежности). Супернатант, полученный в результате центрифугирования при 1000 g ( $4^{\circ}\text{C}$ , 6 мин), использовали как биоматериал для определения каталазной активности.

### Определение ферментативной активности

Определение активности каталазы проводили в буферной среде на основе MOPS с добавлением раствора пероксида водорода и с терминацией реакции добавлением молибдата аммония. Буферный раствор на основе MOPS готовили следующим образом: разводили 210 мг MOPS (“Acros Organics”, Бельгия) в 90 мл дистиллированной воды, доводили pH добавлением нескольких миллилитров 0.1 N NaOH (“Вектон”, Россия) до 7.40–7.42 и доводили объем раствора до 100 мл. Готовили 4% раствор аммония молибденовокислого 4-водного («Вектон», Россия) в дистиллированной воде (w/v) (3.77%, или 32.4 mM  $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$ ) и раствор пероксида водорода («Вектон», Россия) с концентрацией 336.5 mM (а также растворы  $\text{H}_2\text{O}_2$  в других миллимолярных концентрациях), используя коэффициент молярного поглощения пероксида водорода при 250 нм, равный  $26.4 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$  (Razygraev, 2020).

Объем смеси, готовой для регистрации оптической плотности (после внесения всех реактивов, включая молибдат аммония), составлял 1.22 мл, что значительно меньше, чем в методе Королюка и др. (1988). На спектрофотометре Lambda 25 (PerkinElmer) при использовании данного объема рекомендуется проводить измерения в «полумикрокювете» (semi-micro cell) (рабочий объем больше или равен 1 мл, длина оптического пути равна 1 см), в которой использование уменьшенного объема возможно за счет вогнутых боковых стенок с расстоянием между ними

4.5 мм. На спектрофотометре DU-65 (Beckman Coulter) возможно использование обычной кюветы, квадратной в поперечном сечении, в которой расстояние между боковыми стенками равно длине оптического пути (1 см); минимальный рабочий объем при этом составляет 1.1 мл. Если обычная кювета используется при работе на спектрофотометре Lambda 25 (PerkinElmer), то рекомендуется пропорциональное увеличение объемов всех вносимых реактивов (например, в 2 раза).

Длина волны, используемая при регистрации поглощения комплекса пероксида водорода с молибдатом, составляла в настоящей работе 410 нм и была взята из работы Королюка и др., (1988). При данной длине волны, также как при 405 нм (Góth, 1991), не наблюдается максимум поглощения; величина поглощения комплекса увеличивается при уменьшении длины волны. Максимум поглощения комплекса пероксида водорода и молибдата наблюдается при более низких значениях длины волны, ниже 400 нм (Góth, 1991; Hadwan, Abed, 2016), и его не использовали в настоящей работе. Соотношение между конечными концентрациями молибдата аммония и пероксида водорода, используемое в настоящей работе, близко к таковому в работе Королюка и др. (1988).

При запуске ферментативной реакции и вплоть до добавления молибдата аммония (до терминации реакции) инкубацию проводили при 25°C. К 790 мкл 0.01 М MOPS-буфера (pH 7.40–7.42) добавляли 10 мкл биоматериала (либо фосфатного буфера, на котором готовили гомогенат – для оценки реакции в отсутствие каталазы), преинкубировали смесь 6–8 мин при 25°C. Затем вносили 20 мкл 336.5 мМ раствора пероксида водорода и через 240 с (ровно 4 мин) вносили 400 мкл раствора молибдата аммония. Через 10 мин пробы фотометрировали при 410 нм. За одну серию проводили реакцию в 8 пробах, внося каждый реагент в каждую следующую пробу через полминуты с тщательным перемешиванием в течение нескольких секунд. (Если оборудование рассчитано на измерения в большем общем объеме, чем 1.22 мл, то требуется модификация методики путем пропорционального увеличения объемов вносимых реактивов с сохранением соотношения между реактивами, например, 1580 мкл MOPS-буфера, 20 мкл биоматериала, 40 мкл раствора пероксида водорода и 800 мкл раствора молибдата аммония.)

В предварительных опытах использовали также иные соотношения между объемами MOPS-буфера и биоматериала или его растворителя (фосфатного буфера), а также различные концентрации пероксида водорода. При оценке линейности зависимости величины убыли поглощения от длительности инкубации (постоянство скорости реакции) и от концентрации белка (пропорциональность количеству вносимого биоматериала) использовали различную длительность инкубации до внесения молибдата аммония и различные предварительные разведения биоматериала фосфатным буфером.

Концентрацию белка в супернатанте гомогенатов (для последующего выражения удельной ферментативной активности в виде скорости разложения  $H_2O_2$  на 1 мг белка) определяли простым турбидиметрическим методом (Vera, 1988; Чеснокова и др., 1997) в соответствии с описанием в предыдущей статье автора (Razyugaev, 2020); при этом биоматериал разбавляли в 12–30 раз перед добавлением трихлоруксусной кислоты (для самок *Cs. annulata* и *Cx. pipiens* – разбавляли только в 30 раз). Турбидиметрический метод был использован для единообразия с предыдущей

работой (Razygraev, 2020); чувствительность метода сопоставима с чувствительностью широко используемых в биохимии методов Оливера Лоури и Мэриона Бредфорда (даже более высокая, чем в данных методах) (Чеснокова и др., 1997), точность метода также высока при аккуратном исполнении (Разыграев, 2007).

Результаты, полученные методом с использованием молибдата аммония и MOPS-буфера, сравнивали с результатами, полученными при прямой регистрации убыли  $\text{H}_2\text{O}_2$  при 253 нм в фосфатном буфере. Второй метод аналогичен описанному ранее (Razygraev, 2020), за исключением используемой длины волны и начальной концентрации пероксида водорода в реакционной смеси (30.94 мМ). Убыль концентрации  $\text{H}_2\text{O}_2$  оценивали с применением коэффициента молярного поглощения  $\text{H}_2\text{O}_2$  при 253 нм, равного  $22.3 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$  (Разыграев и др., 2019).

### **Статистическая обработка**

Коэффициенты регрессии и показатель линейности ( $R^2$ ) рассчитывали в программной среде R (версия 3.6.2) (R Core Team, 2019) с использованием функции `summary(lm(y~x))`. Две выборки комаров разных видов сравнивали критерием Манна-Уитни-Уилкоксона, повторные измерения, выполненные на одной и той же выборке, сравнивали парным критерием Уилкоксона, а корреляцию между результатами, полученными двумя методами определения каталазной активности, оценивали с помощью коэффициента корреляции Пирсона. Точные  $p$ -значения высчитывали в среде R.

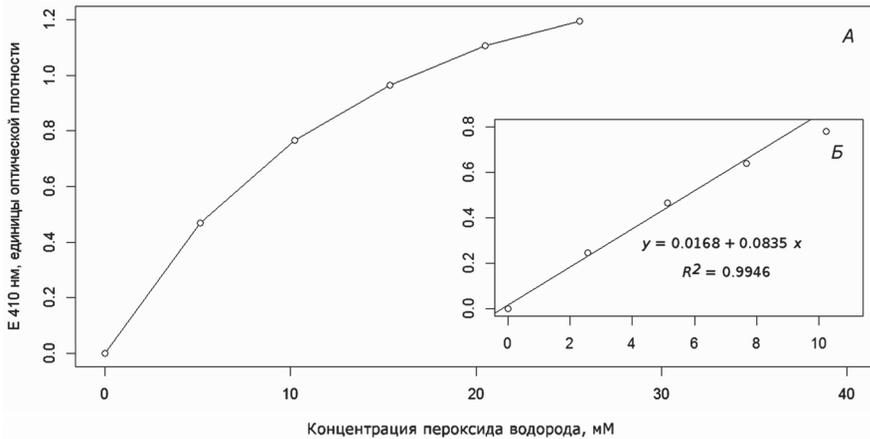
## **РЕЗУЛЬТАТЫ**

### **Стабильность pH реакционной среды**

При добавлении 0.05 М К-Na-фосфатного буфера с pH 7.9 к 0.01 М MOPS-буферу с pH 7.4 (7.420) в объемном соотношении 1:79 (что соответствует добавлению 10 мкл к 790 мкл) сдвиг pH был незначителен и составил 0.033–0.040 единицы (до 7.453–7.460). При увеличении объема фосфатного буфера в общем объеме реакционной смеси (35 мкл фосфатного буфера и 765 мкл MOPS-буфера) сдвиг pH был более существенным и составил 0.12 единицы (с 7.43 до 7.55).

### **Связь между поглощением при 410 нм и концентрацией пероксида водорода**

При проверке пропорциональности поглощения при 410 нм концентрации пероксида водорода в используемой среде установлено, что значения поглощения порядка 0.800 и выше не пропорциональны концентрации  $\text{H}_2\text{O}_2$  (рис. 1А). Установлено, что при меньших значениях поглощения (между 0.600 и 0.700) и, соответственно, меньших концентрациях пероксида водорода в реакционной смеси (порядка 8 мМ) зависимость близка к линейной —  $R^2$  составляет 0.9946 (рис. 1Б). Для конкретной используемой величины поглощения комплекса молибдата с пероксидом водорода, равной 0.684 (т. е. находящейся в указанном диапазоне), рассчитано, что концентрация пероксида водорода в реакционной смеси до добавления молибдата аммония составляет 8.207 мМ.



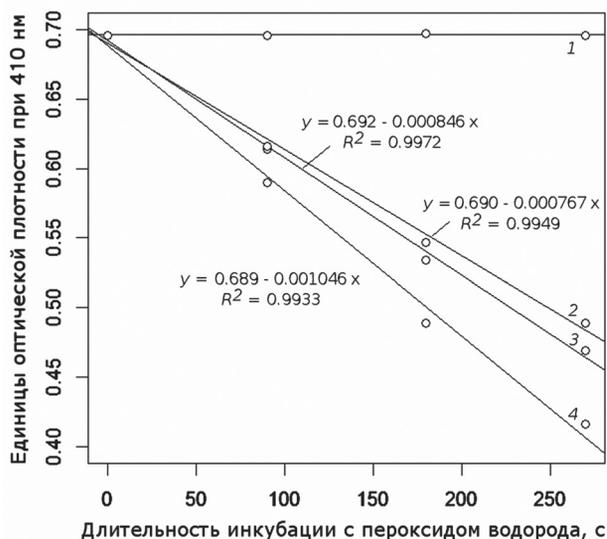
**Рисунок 1.** Зависимость поглощения продукта взаимодействия молибдата с пероксидом водорода от концентрации последнего. В диапазоне высоких концентраций пероксида водорода в реакционной смеси зависимость нелинейна (А); зависимость, близкая к линейной, наблюдается в диапазоне низких концентраций пероксида водорода (Б). Примечание. Состав смеси: 755 мкл 0.01 М МОПС-буфера (рН 7.40–7.42), 45 мкл 0.05 М К-Na-фосфатного буфера (рН 7.9), 20 мкл раствора  $H_2O_2$  разной концентрации и 400 мкл раствора молибдата аммония. Измерения против пробы, в которой раствор  $H_2O_2$  заменен дистиллированной водой (20 мкл).

**Figure 1.** Values of absorbance at 410 nm obtained from various concentrations of hydrogen peroxide in a reaction mixture. The nonlinear link is observed at high concentrations of hydrogen peroxide (A). At low concentrations of hydrogen peroxide (B), the link is almost linear. Note. The composition of a mixture was as follows: 0.755 ml of 0.01 M MOPS buffer (pH 7.40–7.42), 0.045 ml of 0.05 M K-Na-phosphate buffer (pH 7.9), 0.02 ml of hydrogen peroxide solution in various concentrations, and 0.4 ml of ammonium molybdate solution.

### Пропорциональность расхода $H_2O_2$ содержанию биоматериала и длительности инкубации

При невысоких величинах каталазной активности (при убыли величины поглощения на 0.00077–0.001 единицы при 410 нм за 1 с) сохраняется линейная связь между длительностью инкубации и регистрируемой убылью поглощения при 410 нм вплоть до значения длительности инкубации, равного 4.5 мин (270 с) (рис. 2).

При концентрациях белка вплоть до 8 мкг на 1 мл реакционной смеси (т.е. после внесения супернатанта гомогената и раствора пероксида водорода в реакционную смесь) сохраняется линейный характер зависимости скорости убыли оптической плотности при 410 нм от содержания биоматериала в реакционной смеси (при величинах активности до 0.001 единицы оптической плотности за 1 с и длительности инкубации, равной 4 мин) (рис. 3). Максимальная проверенная концентрация белка в супернатанте гомогената, вносимого в реакционную смесь, таким образом, составляет около 650 мкг/мл (8 мкг/мл  $\times$  82, т.е. с умножением на разведение 10 мкл вносимого супернатанта реакционной смесью до 820 мкл).



**Рисунок 2.** Линейность зависимости поглощения при 410 нм после добавления молибдата аммония в реакционную смесь от времени инкубации до добавления молибдата аммония. Три представленные линии регрессии получены для гомогенатов трех разных самок *Culiseta annulata*. Концентрации белка в реакционных смесях: 1 – 0 мкг/мл (внесение 10 мкл фосфатного буфера вместо 10 мкл супернатанта гомогената), 2 – 6.44 мкг/мл (528 мкг/мл – в супернатанте гомогената), 3 – 7.52 мкг/мл (617 мкг/мл – в супернатанте гомогената), 4 – 7.41 мкг/мл (608 мкг/мл – в супернатанте гомогената).

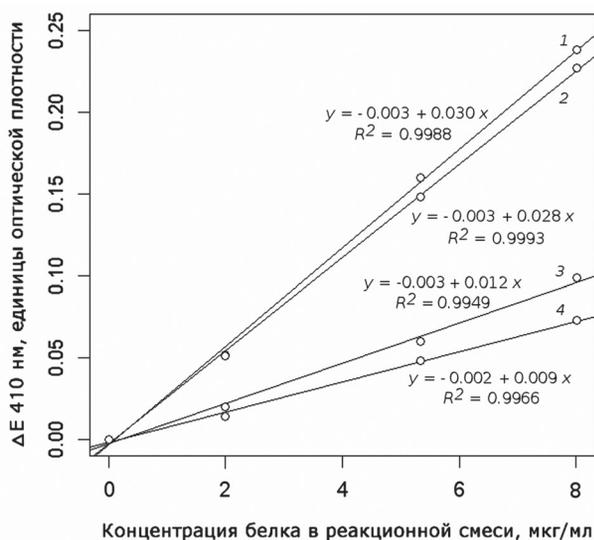
**Figure 2.** The linearity of the catalase-dependent decrease of  $H_2O_2$  estimated by absorbance at 410 nm after adding ammonium molybdate. Three regression lines are obtained for three individual females of *Culiseta annulata*. Concentrations of protein in reaction mixtures: 1 – 0 mg of protein per ml (0.01 ml of phosphate buffer were added instead of 0.01 ml of homogenate supernatant), 2 – 0.00644 mg of protein per ml (0.528 mg per ml in a homogenate supernatant), 3 – 0.00752 mg per ml (0.617 mg per ml in a homogenate supernatant), 4 – 0.00741 mg per ml (0.608 mg per ml in a homogenate supernatant).

### Точность, воспроизводимость результатов

Коэффициент вариации для трех измерений активности опытного образца, выполненных в одну серию (within-run precision), составил 0.348% для значений оптической плотности и 0.67% для значений убыли оптической плотности (при этом коэффициент вариации для пробы без фермента равен 0%). Средняя величина убыли при этом составляла 0.227 единицы оптической плотности за 4 мин. Коэффициент вариации для трех измерений активности другого образца, выполненных в разных сериях (between-run precision), в том числе в разные дни и с повторным циклом замораживания и размораживания при  $-80^{\circ}C$  (для двух из трех измерений), составил 1.29% (указано для разности значений оптической плотности между пробой без фермента и опытной пробой в одной серии). Средняя убыль при этом составляла 0.249 единицы оптической плотности за 4 мин.

## Устойчивость к циклам замораживания-размораживания

Повторное замораживание–размораживание гомогенатов незначительно влияет на активность фермента (с тенденцией к повышению;  $p = 0.058$  в тесте Уилкоксона с поправкой на непрерывность,  $n=5$ ). В большинстве случаев значения активности практически идентичны: медиана усиления убыли оптической плотности за 4 мин для проб после повторного замораживания–размораживания составила всего 1.0 %, размах min–max составил 0.3–5.7 % при  $n=5$ .



**Рисунок 3.** Линейность зависимости величины расхода пероксида водорода, оцененной по снижению поглощения при 410 нм в реакции с молибдатом аммония ( $\Delta E$  410 нм), от концентрации белка в реакционной смеси.

Длительность инкубации с пероксидом водорода (т. е. до внесения раствора молибдата аммония) составляла ровно 4 мин (240 с).

Условные обозначения: 1 и 2 – самки *Culiseta annulata*, 3 и 4 – самки *Culex pipiens*.

**Figure 3.** Proportionality of absorbance decrease at 410 nm ( $\Delta E$  410 nm) to protein concentration in reaction mixture.

The duration of incubation was 4 min (240 s).

Designations: 1, 2 – females of *Culiseta annulata*; 3, 4 – females of *Culex pipiens*.

## Влияние различий в рабочей концентрации субстрата на активность фермента

При повышении начальной (рабочей) концентрации пероксида водорода в 1.217 раза (с 8.097 до 9.854 мМ) и при соответствующем нелинейном увеличении начальной оптической плотности в 1.16 раза скорость работы фермента увеличивается: убыль оптической плотности при 410 нм усиливается в 1.029–1.085 раза (т. е. на 2.9–8.5 %) ( $n=3$ ).

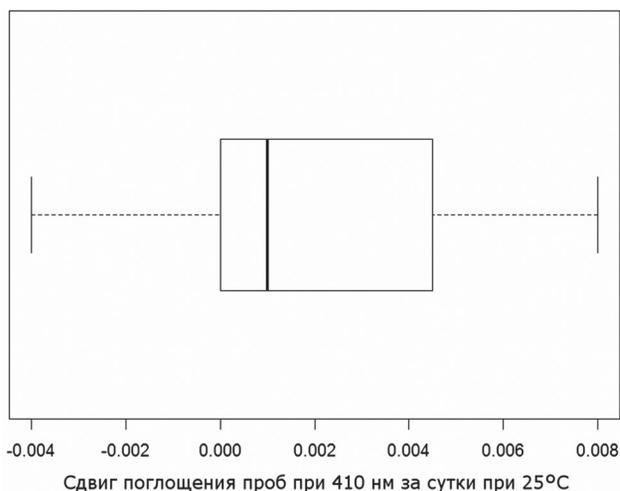
### Влияние оптической плотности образца и раствора молибдата аммония на результат

Сам по себе супернатант гомогената формирует в смеси MOPS-буфера и молибдата аммония небольшой уровень оптической плотности при 410 нм. При концентрациях белка в реакционной смеси порядка 6–8 мкг/мл этот уровень составляет 0.012–0.017 единицы оптической плотности (в водном растворе без MOPS-буфера и молибдата аммония он дает чуть более высокие значения,  $p = 0.03125$ , парный критерий Уилкоксона,  $n = 6$ ). Приращение оптической плотности при 410 нм за счет реакции молибдата аммония с материалом гомогената (т. е. не связанное с мутностью самой пробы) в настоящем исследовании отмечено не было.

При измерении против дистиллированной воды холостой пробы, в которой гомогенат заменен на фосфатный буфер, а пероксид водорода – на дистиллированную воду, оптическая плотность смеси при 410 нм после внесения молибдата аммония составляет  $0.0190 \pm 0.0029$  ( $M \pm SD$ ,  $n=5$ ).

### Стабильность оптической плотности комплекса пероксида водорода с молибдатом

Выявлен несущественный, но статистически значимый сдвиг поглощения проб при 410 нм за сутки при 25°C (рис. 4). Медиана составила 0.001 единицы оптической плотности, размах min–max – -0.004–0.008 единицы ( $p = 0.046$ , парный критерий Уилкоксона с поправкой на непрерывность,  $n=19$ ).

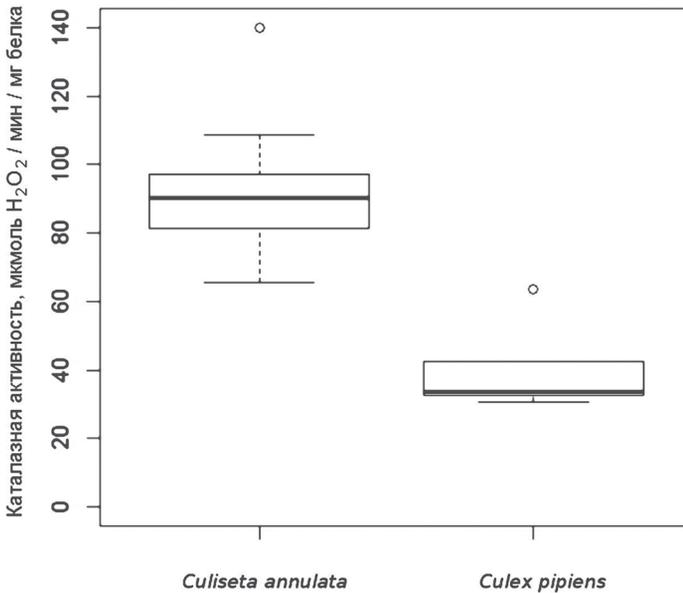


**Рисунок 4.** Сдвиг поглощения проб при 410 нм за сутки при 25°C. Медиана (обозначена жирной линией) составляет 0.001 единицы оптической плотности, размах min–max («усы») – -0.004–0.008 единицы ( $p = 0.046$ , парный критерий Уилкоксона с поправкой на непрерывность),  $n=19$ .

**Figure 4.** A shift of the absorbance at 410 nm during 1 day at 25 °C. Median value (designated by a bold line) was 0.001, min–max range (“whiskers”) was -0.004–0.008 absorbance units ( $p = 0.046$ , Wilcoxon signed rank test with continuity correction),  $n=19$ .

## Сравнение каталазной активности у разных видов комаров сем. Culicidae; сравнение результатов, полученных разными методами

Уже на этапе исследования зависимости скорости реакции от содержания белка в реакционной смеси было замечено, что при одних и тех же концентрациях белка скорость реакции выше для *Cs. annulata*, чем для *Cx. pipiens* (рис. 3). Выборка из самок *Cx. pipiens* была увеличена до  $n = 5$ , проведено статистическое сравнение с 24 самками *Cs. annulata*. Из рис. 5 видно, что выборки самок *Cs. annulata* и *Cx. pipiens*, собранных в марте 2020 г. в Саблинских пещерах, не перекрываются, и более высокие величины каталазной активности характерны для *Cs. annulata* ( $p = 0.0000168$ , тест Уилкоксона–Манна–Уитни).



**Рисунок 5.** Сравнение величин удельной активности каталазы у взрослых самок *Culiseta annulata* ( $n=24$ ) и *Culex pipiens* ( $n=5$ ).

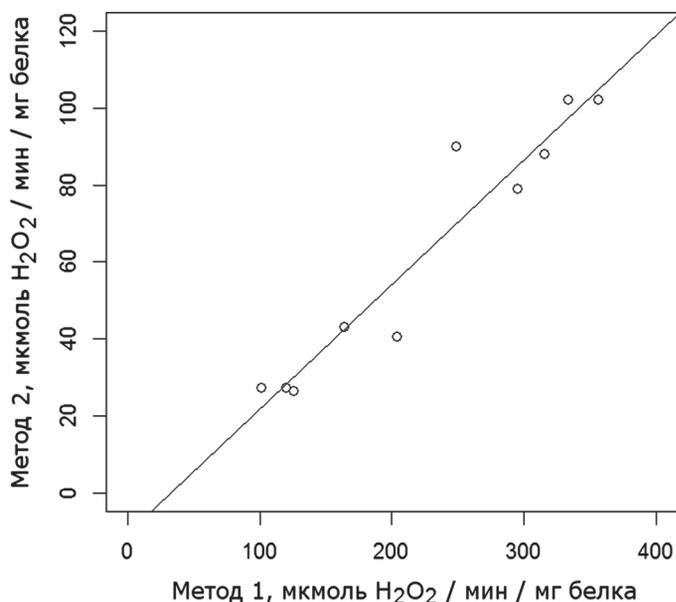
Жирной линией представлены медиана, верхняя и нижняя границы бокса – 3-й и 1-й квартили соответственно, «усы» – размах min–max, кружки – выбросы. В статистическом сравнении  $p = 0.0000168$  (критерий Уилкоксона–Манна–Уитни).

**Figure 5.** A comparison of specific catalase activity values in *Culiseta annulata* ( $n=24$ ) and *Culex pipiens* ( $n=5$ ).

On the boxplot the median is designated by a bold line, the upper and the lower borders on the box are 3rd and 1st quartiles, respectively, the “whiskers” are min-max range, the open circles are outliers.

In statistical comparison  $p$ -value was 0.0000168 (Wilcoxon-Mann-Whitney test).

При сравнении результатов, полученных двумя методами определения каталазной активности – по снижению оптической плотности при 253 нм (прямая регистрация убыли  $\text{H}_2\text{O}_2$ ) и по величине убыли поглощения при 410 нм (после реакции  $\text{H}_2\text{O}_2$  с молибдатом аммония) – выявлена достаточно тесная связь определяемых величин удельной активности: коэффициент корреляции Пирсона составил 0.96 при  $n=10$  ( $p = 0.000011$ ) (рис. 6). При этом среди самых низких значений (в мкмоль  $\text{H}_2\text{O}_2$  / мин / мг белка; метод прямого измерения при 253 нм / метод измерения при 410 нм после реакции с молибдатом аммония) – величины каталазной активности у самцов *Ochlerotatus communis* (163.82 / 43.29; 101.53 / 27.51) и *Anopheles maculipennis* s. l. (125.5 / 26.51; 119.75 / 27.38), среди высоких значений – величины каталазной активности у самцов *Coquillettidia richiardii* (295.12 / 78.92; 248.56 / 90.17). Сравнение величин каталазной активности у самцов разных таксонов внутри сем. Culicidae представляет собой отдельное исследование, проводимое автором, с дальнейшим увеличением выборок для межвидовых статистических сравнений.



**Рисунок 6.** Результаты, полученные двумя методами определения каталазной активности у кровососущих комаров: по снижению оптической плотности при 253 нм (прямая регистрация убыли  $\text{H}_2\text{O}_2$ ) (метод 1) и по величине убыли поглощения при 410 нм (после реакции  $\text{H}_2\text{O}_2$  с молибдатом аммония) (метод 2).  
Примечание: коэффициент корреляции Пирсона равен 0.96 ( $p = 0.000011$ ).

**Figure 6.** A positive correlation between results obtained by measurement of disappearing of hydrogen peroxide at 253 nm (method 1) and by measurement at 410 nm after ammonium molybdate reaction (method 2).

Note: Pearson's correlation coefficient was equal to 0.96 ( $p = 0.000011$ ).

### **Стабильность pH реакционной среды**

При добавлении 10 мкл буферного раствора с более высоким значением pH (7.9) к 790 мкл 0.01 М MOPS-буфера (pH 7.4) буферную емкость реакционной среды с используемой концентрацией MOPS можно считать приемлемой, т. к. сдвиг pH не существен. Значение pH реакционной смеси, исходя из результатов, в случае внесения 10 мкл следует уточнить как 7.45 (среднее между 7.4 и 7.5). Внесение исследуемого раствора в 3.5 раза большего объема приводит к более существенному сдвигу pH.

### **Связь между поглощением при 410 нм и концентрацией пероксида водорода**

Принципиально важными для правильного расчета концентрации определяемого вещества являются сведения о характере связи между его концентрацией и регистрируемым поглощением. Весьма желательна работа в линейном участке кривой зависимости поглощения от концентрации исследуемого субстрата или продукта ферментативной реакции, что делает достаточно простыми последующие расчеты ферментативной активности. Следовательно, исходя из результатов по зависимости поглощения при 410 нм от концентрации  $H_2O_2$ , приемлемой начальной концентрацией  $H_2O_2$  следует считать концентрацию около 8 мМ (в полностью сформированной реакционной смеси до добавления молибдата аммония), поскольку именно до этого значения зависимость поглощения при 410 нм от концентрации пероксида водорода может быть признана линейной.

### **Пропорциональность величины расхода $H_2O_2$ содержанию биоматериала и длительности инкубации**

Пропорциональность измеряемой убыли оптической плотности при 410 нм длительности инкубации (рис. 2) означает постоянство скорости реакции в течение используемого времени инкубации. Поскольку при высоких величинах активности (например, при скорости убыли, равной 0.00142 единицы поглощения за 1 с) скорость реакции может оказаться сниженной к моменту окончания 4-минутной инкубации, в этих случаях лучше предварительно разбавить образец или использовать более короткое время инкубации.

Пропорциональность измеряемой убыли оптической плотности при 410 нм содержанию белка в реакционной смеси (рис. 3) означает возможность сравнения удельных активностей, вычисленных для гомогенатов с различающейся концентрацией ткани (в пределах проверенных концентраций белка).

### **Расчет ферментативной активности исходя из результатов**

При величине поглощения комплекса молибдата с пероксидом водорода в вышеописанных условиях, равной 0.684, концентрация пероксида водорода в реакционной

смеси до добавления молибдата аммония составляет 8.207 мМ. Это и есть рабочая концентрация пероксида водорода в реакционной смеси. Следовательно, в начале реакции разложения пероксида водорода убыль на 0.001 единицы оптической плотности при 410 нм соответствует убыли концентрации пероксида водорода на 12 мкМ ( $8207 \text{ мкМ} \times 0.001 : 0.684$ ). При этом убыли концентрации пероксида водорода в реакционной смеси на 1 мМ в начале реакции соответствует снижение поглощения при 410 нм на 0.0833 единицы оптической плотности ( $0.684 \times 1 \text{ мМ} : 8.207 \text{ мМ}$ ). Именно эти соотношения должны использоваться при оценке начальной скорости распада пероксида водорода под действием каталазы в реакционной смеси. Например, снижение поглощения при 410 нм на 0.240 единицы оптической плотности (с 0.684 до 0.444) за 4 мин будет соответствовать начальной скорости реакции, равной 720 мкМ  $\text{H}_2\text{O}_2$  в минуту ( $12 \times 240 : 4$ ), или 720 нмоль  $\text{H}_2\text{O}_2$  в минуту на 1 мл реакционной смеси. С использованием вышеприведенных коэффициентов этот же результат можно получить следующим образом:  $(0.240 : 0.0833) \text{ мМ} : 4 \text{ мин}$  (с дальнейшим умножением на 1000 для перевода в мкМ).

Расчет удельной активности фермента выполняется делением начальной скорости реакции на концентрацию белка в реакционной смеси. Для вышеприведенного примера при концентрации белка в реакционной смеси, равной 8 мкг / мл, это означает  $(720 \text{ нмоль } \text{H}_2\text{O}_2 / \text{мин} / 1 \text{ мл}) : (8 \text{ мкг белка} / \text{мл}) = 90 \text{ нмоль } \text{H}_2\text{O}_2 / \text{мин} / 1 \text{ мкг белка}$ , или 90 мкмоль  $\text{H}_2\text{O}_2 / \text{мин} / 1 \text{ мг белка}$ .

#### **Точность, воспроизводимость результатов, устойчивость к циклам замораживания-размораживания**

Исходя из того, что коэффициенты вариации для определений, выполненных в одну серию и в разных сериях, имеют низкие значения, можно заключить, что метод достаточно точен и характеризуется хорошей воспроизводимостью. Незначительное по величине изменение величины ферментативной активности после цикла замораживания-размораживания в целом свидетельствует в пользу высокой стабильности фермента у кровососущих комаров.

#### **Влияние различий в рабочей концентрации субстрата на активность фермента**

Усиление убыли оптической плотности при 410 нм вследствие работы фермента при увеличении начальной концентрации пероксида водорода свидетельствует о том, что в реакционной смеси каталаза кровососущих комаров не насыщена субстратом. Это означает, что для сравнительных исследований разных образцов при использовании метода должно соблюдаться условие равенства начальных (рабочих) концентраций пероксида водорода в реакционных смесях. Невозможность насыщения фермента субстратом является обычным и едва ли устранимым свойством методик определения активности каталазы (Aebi, 1974, 1984).

## **Влияние оптической плотности образца и раствора молибдата аммония на результат**

Сам по себе супернатант гомогената формирует в смеси MOPS-буфера и молибдата аммония небольшой уровень оптической плотности, очевидно, вследствие рассеяния света взвешенными частицами. Данная величина незначительно влияет на результат изменения оптической плотности за 4 мин при высоких значениях ферментативной активности, но может заметно снизить результат при низких значениях активности (вследствие завышения величины оптической плотности опытной пробы). Учесть это можно проверкой оптической плотности смеси, в которую внесен супернатант гомогената (10 мкл), но раствор пероксида водорода замещен дистиллированной водой (20 мкл). Затем это значение вычитается из полученной оптической плотности опытной пробы.

Оптическую плотность самого гомогената можно учесть и другим способом – пропуская время инкубации с пероксидом водорода (Tománková et al., 2006). Однако в этом случае для точного измерения начальной оптической плотности необходимо одновременно вносить в смесь растворы двух реактивов, т. е. пероксида водорода и молибдата аммония, что требует определенных навыков. Пример того, как одновременно вносить два реактива в реакцию смесь, см. в работе Razygraev et al. (2018, fig. 1, p. 590).

При измерении против дистиллированной воды в некоторых случаях имеет смысл учитывать величину оптической плотности холостой пробы, в которой гомогенат заменен на фосфатный буфер, а пероксид водорода – на дистиллированную воду. Например, это имеет значение при оценке концентрации пероксида водорода в реакционной среде по поглощению при 410 нм. Это не будет иметь значение при определении разницы между контрольной и опытной пробам, не содержащей и содержащей гомогенат соответственно (или, по альтернативной схеме, содержащими гомогенат, но имеющими разную длительность инкубации с пероксидом, т. е. 0 и 240 с, соответственно). То есть для оценки этой разницы измерять обе пробы можно как против дистиллированной воды, так и против реакционной смеси с фосфатным буфером вместо гомогената и с дистиллированной водой вместо пероксида водорода (результат после вычитания будет один и тот же).

### **Стабильность оптической плотности комплекса пероксида водорода с молибдатом**

Сходство значений оптической плотности проб, фотометрируемых через 10 мин и через сутки (после выдерживания тех же проб при 25°C), а в ряде случаев их полная или почти полная идентичность указывают на высокую стабильность комплекса пероксида водорода с молибдатом, отмеченную ранее другими авторами (Королюк и др., 1988). Высокая стабильность продукта реакции  $\text{H}_2\text{O}_2$  с молибдатом аммония в принципе позволяет провести накопление окрашенных проб и фотометрирование их в одну серию через большой временной диапазон, чем 10 мин. Тем не менее пере-

носить измерение на следующий день не рекомендуется ввиду небольшого, но всё же статистически значимого сдвига оптической плотности при 410 нм за сутки при комнатной температуре.

### **Сравнение каталазной активности у разных видов комаров сем. Culicidae; сравнение результатов, полученных разными методами**

Полученные в настоящем исследовании непрерывающиеся результаты для самок *Cs. annulata* и *Cx. pipiens*, собранных в марте 2020 г., с более высокими величинами активности у *Cs. annulata* (рис. 5), полностью аналогичны результатам за март 2018 г. из предыдущей работы автора (Razygraev, 2020), в которой каталазную активность измеряли прямой регистрацией убыли  $H_2O_2$  при 250 нм с использованием более высокой рабочей концентрации субстрата. В результатах, приведенных в данной работе, медианные значения активности для *Cs. annulata* и *Cx. pipiens*, как и в предыдущей работе (Razygraev, 2020), различаются более чем в 2 раза. При использовании метода из настоящей работы их значения (в мкмоль  $H_2O_2$  / мин / мг белка) равны 90.30 для *Cs. annulata* и 33.69 для *Cx. pipiens*, тогда как в предыдущей работе (Razygraev, 2020) медианы равны 301.30 и 111.66 соответственно.

При сравнении результатов, полученных двумя методами определения каталазной активности (прямая регистрация убыли  $H_2O_2$  при 253 нм и оценка убыли  $H_2O_2$  по поглощению при 410 нм после реакции с молибдатом аммония), высчитан высокий коэффициент корреляции. Таким образом, оба метода дают пропорциональные друг другу результаты. Как и следовало ожидать, результаты не идентичны, величины активности в среднем различаются в 3.84 раза (размах min–max составил 2.76–5.00 раз). При этом рабочая концентрация пероксида водорода в двух методах различается примерно во столько же раз, во сколько в среднем различается величина активности, а именно в 3.77 раз (30.94 мМ / 8.207 мМ). Различаются также pH и состав буферных растворов.

Таким образом, с помощью представленной модификации метода определения каталазной активности с использованием молибдата аммония и длины волны 410 нм выявляются те же закономерности и соотношения в выборках кровососущих комаров, что и при использовании методов, основанных на прямой регистрации убыли пероксида водорода в ультрафиолетовом диапазоне длин волн.

В условиях ненасыщенности фермента субстратом для каждой выбранной рабочей концентрации субстрата (в данном случае  $H_2O_2$ ) будут характерны свои значения удельной активности. При этом на величину удельной активности могут влиять pH среды и температура инкубации, не исключено также влияние состава буферной среды. Настоящий метод дает более низкие значения удельной каталазной активности, чем методы прямой регистрации убыли  $H_2O_2$  в ультрафиолетовом диапазоне. Причину этого мы видим главным образом в использовании более низкой рабочей концентрации  $H_2O_2$ , пригодной для одноэтапного окрашивания проб добавлением молибдата аммония.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приемлемые буферные свойства среды на основе MOPS в низкой молярной концентрации, значение pH, которое сходно с физиологическими значениями данного параметра, отсутствие взаимодействий между MOPS и молибдатом аммония, регистрируемых спектрофотометрическими методами, и, как следствие, отсутствие нежелательных интерференций при фотометрическом определении концентрации  $H_2O_2$  делают данный метод пригодным для анализа каталазной активности. Каталазная активность у кровососущих комаров при приемлемых разведениях гомогенатов проявляет близкий к линейному характер зависимостей от длительности инкубации и от содержания белка, что позволяет применять простые расчеты удельной ферментативной активности. Метод удобен для серийного и при этом достаточно точного определения каталазной активности в нескольких образцах, хотя не позволяет вести непрерывную регистрацию хода реакции. Высокая стабильность растворов каталазы кровососущих комаров предполагает, что они могут быть использованы в качестве стандартных образцов при серийном определении активности каталазы в биомедицинских исследованиях.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность к.м.н. А.-П.С. Шурыгиной (НИИ гриппа, Санкт-Петербург) за помощь при определении коэффициентов молярного поглощения пероксида водорода в ультрафиолетовом диапазоне, а также коллегам (НИИ акушерства, гинекологии и репродуктологии, Санкт-Петербург) за сотрудничество при решении неспецифических задач в связи с параллельной апробацией метода на тканях лабораторных млекопитающих.

Работа частично поддержана Государственной темой «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. Регистрационный номер: АААА-А19-119020790133-6); сохраненные диагностически значимые отделы комаров помещены в виде спиртового материала в коллекцию Зоологического института РАН (ЗИН РАН, Санкт Петербург) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гуцевич А.В., Мончадский А.С., Штакельберг А.А. 1970. Комары. Семейство Culicidae. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Л., Наука. т. 3, вып. 4, 384 с. [Gutsevich, A.V., Monchadsky, A.S., and Stackelberg, A.A. 1970. Fauna SSSR. Nasekomye dvukrylye. vol. 3, issue 4: Komary sem. Culicidae. Leningrad, Nauka, 384 pp. (in Russian)].
- Королюк М.А., Иванова Л.И., Майорова И.Г., Токарев В.Е. 1988. Метод определения активности каталазы. Лабораторное дело 1: 16–19. [Korolyuk M.A., Ivanova L.I., Maiorova I.G., Tokarev V.E. 1988. A method for measuring catalase activity. Laboratornoe delo 1: 16–19. (in Russian)].
- Разыграев А.В. 2007. Участие ферментов окислительного метаболизма моноаминов в гипоталамической регуляции репродуктивной функции самок крыс. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 25 с. [Razygraev A.V. 2007. Involvement of monoamine-metabolizing enzymes in hypothalamic control of reproductive function in female rats. Thesis for degree of candidate of sciences, Saint-Petersburg, 25 pp. (in Russian)].
- Разыграев А.В., Петросян М.А., Базиян Е.В., Полянский Л.С. 2019. Исследование активности каталазы в гетеротопиях в экспериментальной модели эндометриоза. Журнал акушерства и женских болезней

- 68 (6): 57–63. [Razygraev A.V., Petrosyan M.A., Baziyan E.V., Polyanskikh L.S. 2019. Activity of catalase in surgically induced endometrial-like lesions in rats. *Journal of obstetrics and women's diseases* 68 (6): 57–63. (in Russian)]. <https://doi.org/10.17816/JOWD68657-63>
- Разыграев А.В., Шулешко Т.М. 2018. Использование фактора Байеса для определения видов *Culex pipiens* и *Culex torrentium* (Diptera: Culicidae) по морфометрическим характеристикам крыла. *Паразитология* 52 (4): 304–314. [Razygraev A.V., Sulesco T.M. 2020. The use of the Bayes factor for identification of *Culex pipiens* and *C. torrentium* (Diptera: Culicidae) based on morphometric wing characters. *Entomological Review* 100: 220–227 (in Russian)]. <https://doi.org/10.1134/S0013873820020104>
- Чеснокова Л.С., Войнова Н.Е., Комкова А.И., Лянгузов А.Ю. 1997. Методы количественного определения белка. В кн.: Владимиров В.Г., Лызлова С.Н. (ред.). Ферменты и нуклеиновые кислоты. СПб., Издательство С.-Петербургского ун-та, 5–25. [Chesnokova L.S., Voynova N.E., Komkova A.I., Lyanguzov A.Y. 1997. Metody kolichestvennogo opredeleniia belka. In: Vladimirov V.G., Lyzlova S.N. (eds) *Fermenty i nukleinovye kisloty*. St. Petersburg, St. Petersburg State Univ., 5–25 (in Russian)].
- Aebi H. 1974. Catalase. In: Bergmeyer H.U., Gawehn K. (eds). *Methods of enzymatic analysis*. New York, Academic Press, vol. 2, 673–684.
- Aebi H. 1984. Catalase in vitro. *Methods in enzymology* 105: 121–126. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(84\)05016-3](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(84)05016-3)
- Al-Rabadi G.J., Gilbert R.G., Gidley M.J. 2009. Effect of particle size on kinetics of starch digestion in milled barley and sorghum grains by porcine alpha-amylase. *Journal of Cereal Science* 50 (2): 198–204. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2009.05.001>
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Madon M., Dahl C., Kaiser A. 2010. *Mosquitoes and Their Control*. Second Edition. Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, 608 pp.
- Beers R.F., Sizer I.W. 1952. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. *Journal of Biological Chemistry* 195 (1): 133–140.
- Boveris A., Cadenas E., Stoppani A.O.M. 1976. Role of ubiquinone in the mitochondrial generation of hydrogen peroxide. *Biochemical Journal* 156 (2): 435–444. <https://doi.org/10.1042/bj1560435>
- Börstler J., Lühken R., Rudolf M., Steinke S., Melaun C., Becker S., Garms R., Krüger A. 2014. The use of morphometric wing characters to discriminate female *Culex pipiens* and *Culex torrentium*. *Journal of Vector Ecology* 39 (1): 204–212. <https://doi.org/10.1111/j.1948-7134.2014.12088.x>
- Felton G.W., Summers C.B. 1995. Antioxidant systems in insects. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 29 (2): 187–197. <https://doi.org/10.1002/arch.940290208>
- Góth L. 1991. A simple method for determination of serum catalase activity and revision of reference range. *Clinica Chimica Acta* 196 (2–3): 143–151. [https://doi.org/10.1016/0009-8981\(91\)90067-M](https://doi.org/10.1016/0009-8981(91)90067-M)
- Hadwan M.H., Abed H.N. 2016. Data supporting the spectrophotometric method for the estimation of catalase activity. *Data in brief* 6: 194–199. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2015.12.012>
- Hoobler E.K., Rai G., Warrilow A.G., Pery S.C., Smyrniotis C.J., Jadhav A., Simeonov A., Parker J.E., Kelly D.E., Maloney D.J., Kelly S.L., Holman T.R. 2013. Discovery of a novel dual fungal CYP51/human 5-lipoxygenase inhibitor: implications for anti-fungal therapy. *PloS one* 8 (6): e65928. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065928>
- Isaacs M.L. 1922. A colorimetric determination of hydrogen peroxide. *Journal of the American Chemical Society* 44 (8): 1662–1663.
- Mellon M.G. 1952. Fisher Award Address: A Century of Colorimetry. *Analytical Chemistry* 24 (6): 924–931. <https://doi.org/10.1021/ac60066a002>
- Peizer L.R., Widelock D. 1955. A colorimetric test for measuring catalase activity of cultures of *M. tuberculosis*. *American Review of Tuberculosis and Pulmonary Diseases* 71 (2): 305–313.
- Razygraev A.V. 2020. A comparative study of catalase activity in *Culiseta annulata* (Schrank) and *Culex pipiens* L. (Diptera, Culicidae). *Entomological Review* 100 (2): 162–169. <https://doi.org/10.1134/S0013873820020037>
- Razygraev A.V., Yushina A.D., Titovich I.A. 2018. Correction to: a method of measuring glutathione peroxidase activity in murine brain: application in pharmacological experiment. *Bulletin of experimental biology and medicine* 165 (4): 589–592. <https://doi.org/10.1007/s10517-018-4219-2>

- R Core Team 2019. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, R Foundation for Statistical Computing. Режим доступа: <https://www.R-project.org/> (25 февраля 2020)
- Sim C., Denlinger D.L. 2011. Catalase and superoxide dismutase-2 enhance survival and protect ovaries during overwintering diapause in the mosquito *Culex pipiens*. *Journal of Insect Physiology* 57 (5): 628–634. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.01.012>
- Tománková K., Luhová L., Petřivalský M., Peč P., Lebeda A. 2006. Biochemical aspects of reactive oxygen species formation in the interaction between *Lycopersicon* spp. and *Oidium neolycopersici*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 68 (1–3): 22–32. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2006.05.005>
- Torres W.H. 2002. Biología de las especies de oxígeno reactivas. *Mensaje Bioquímico* 26: 19–53.
- Vera J.C. 1988. Measurement of microgram quantities of protein by a generally applicable turbidimetric procedure. *Analytical Biochemistry* 174 (1): 187–196. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(88\)90534-9](https://doi.org/10.1016/0003-2697(88)90534-9)
- Wada J., Honda Y., Nagae M., Kato R., Wakatsuki S., Katayama T., Taniguchi H., Kumagai H., Kitaoka M., Yamamoto K. 2008. 1, 2- $\alpha$ -L-Fucosynthase: a glycosynthase derived from an inverting  $\alpha$ -glycosidase with an unusual reaction mechanism. *FEBS Letters* 582 (27): 3739–3743. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2008.09.054>

A METHOD FOR MEASURING CATALASE ACTIVITY IN MOSQUITOES  
BY USING AMMONIUM MOLYBDATE AND REACTION MEDIUM BUFFERED  
WITH 3-(N-MORPHOLINO)PROPANESULFONIC ACID

A. V. Razygraev

**Keywords:** method, MOPS, hydrogen peroxide, enzyme, antioxidant function, *Culiseta annulata*, *Culex pipiens*, Culicidae

SUMMARY

A method for measuring catalase activity, which was proposed by Peizer and Widlock in 1955 and then, in simplified form, by Korolyuk and coauthors in 1988, was adapted for measuring this activity in homogenates of mosquitoes. In this method, the decrease in hydrogen peroxide concentration is measured by color reaction with ammonium molybdate. In present modification, the method includes the use of the buffer based on MOPS (pH 7.4). Absorbance of yellow product at 410 nm is increased almost linearly with increase of hydrogen peroxide concentration until approximately 8 mM, and linearity disappears with further increase of hydrogen peroxide concentration. The initial concentration of hydrogen peroxide in a reaction mixture, which was chosen for the method, was 8.2 mM, the duration of incubation was 4 min, the temperature of incubation was 25°C. At the activity value less or equal to 0.72 mM H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> per min, the rate of decomposition of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> under action of catalase is almost constant during 4 min; the consumption of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> is proportional to concentration of protein of mosquito homogenate in reaction mixture. The results of measuring specific catalase activity in mosquitoes by this method are in close correlation with the results obtained by a direct measurement of hydrogen peroxide concentration decrease in an ultraviolet range of wavelengths. The method is convenient for serial measurement of catalase activity (up to 8 samples per series before the reaction termination by adding ammonium molybdate). By applying this method, the differences in catalase activity between some taxa in fam. Culicidae were revealed.

УДК 595.775(597)

## ДОПОЛНЕНИЕ К ФАУНЕ БЛОХ ВЬЕТНАМА

© 2021 г. А. М. Поршаков<sup>а, \*</sup>, М. Г. Корнеев<sup>а</sup>, Е. А. Чумачкова<sup>а</sup>,  
Нгуен Ван Чяу<sup>б</sup>, Тинх Ван Туан<sup>с</sup>, Во Вьет Кыонг<sup>с</sup>

<sup>а</sup>ФКУЗ Российский научно-исследовательский противочумный институт  
«Микроб» Роспотребнадзора,  
ул. Университетская, 46, Саратов, 410005 Россия

<sup>б</sup>Национальный институт малярии, паразитологии и энтомологии (NIMPE),  
Ханой, Вьетнам

<sup>с</sup>Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр,  
Ул. Нгуен Ван Хуен, Нгиа До, Кау Зай, Ханой, Вьетнам  
\*e-mail: pam\_82@mail.ru

Поступила в редакцию 28.04.2021 г.

После доработки 15.05.2021 г.

Принята к печати 18.05.2021 г.

Проведенный анализ литературных данных показал, что на настоящий момент фауна блох млекопитающих Вьетнама представлена 50 видами. В 2019–2020 гг. проведено обследование семи северных провинций Вьетнама (Дьенбьен (Điện Biên), Лайтяу (Lai Châu), Лаокай (Lao Cai), Хазянг (Ha Giang), Лангшон (Lang Son), Каобанг (Cao Bang) и Куангнинь (Quang Ninh)), граничащих с Китайской Народной Республикой. За период работы отловлено 569 экз. мелких млекопитающих, относящихся к 28 видам. Собрано 375 экз. блох, относящихся к 11 видам, из них один вид (*Peromyscopsylla himalaica* (Rothschild, 1915)) обнаружен на территории Вьетнама впервые.

**Ключевые слова:** блохи, млекопитающие, Вьетнам, *Peromyscopsylla himalaica*

**DOI:** 10.31857/S0031184721040050

Актуальность изучения видового состава, территориального и биотопического распределения блох (Siphonaptera), их связи с мелкими млекопитающими обусловлена участием этой группы кровососущих членистоногих в переносе и сохранении возбудителя чумы (*Yersinia pestis*), а также ряда других инфекционных болезней. В мире насчитывается 280 видов и подвидов блох, обнаруженных зараженными в природе возбудителем чумы (Слудский, 2014; Медведев и др., 2020). На территории Социалистической Республики Вьетнам большой интерес представляют северные про-

винции, которые граничат с Китайской Народной Республикой, где имеются активные природные очаги чумы. Эпизоотологическое обследование, проведенное в 2019 г. на севере Вьетнама, показало, что здесь возможны циркуляция возбудителя чумы (*Y. pestis*) и наличие трансграничного очага чумы (Поршаков и др., 2020).

Целью нашей работы являлось изучение современного состояния фауны блох, экологически связанных с мелкими млекопитающими, на территории северных провинций Социалистической Республики Вьетнам.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на базе Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, г. Ханой. Материал получен в 2019–2020 гг. при эпизоотологическом обследовании семи северных провинций Вьетнама: Дьенбьен (Điện Biên), Лайтяу (Lai Châu), Лаокай (Lao Cai), Хазянг (Ha Giang), Лангшон (Lang Son), Каобанг (Cao Bang) и Куангнинь (Quang Ninh), граничащих с Китайской Народной Республикой. Три северные провинции (Дьенбьен, Лайтяу, Лаокай) сопряжены с южной частью Юньнаньско–Гуандун–Фуцзяньского природного очага чумы, в котором наблюдается активная циркуляция *Y. pestis* в популяциях мелких млекопитающих и имеются однотипные природные условия с обследуемой территорией Вьетнама (Zhang X. et al., 2009; Liyuan Shi et al., 2018; Peng Wang et al., 2018). Объектами исследований являлись носители и переносчики инфекций – мелкие млекопитающие и их эктопаразиты.

В полевой работе использовали стандартные методики отлова мелких млекопитающих (давилки Геро и живоловки), всего за время исследования накоплено 6712 ловушко-ночей. Отлов рукокрылых осуществляли с использованием орнитологических сетей. При сборе мелких млекопитающих каждого зверька помещали в отдельный матерчатый мешок.

Результаты камеральной обработки (абсолютные значения по видам блох на животных-хозяевах) представили в виде таблицы.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Большой вклад в изучение фауны блох Вьетнама внесен Гроховской (1967), которая проводила исследования в период 1961–1967 гг. и представила описания 17 видов. Сунцова (1998) на основе собственных исследований (1989–1998 гг.) и анализа литературных данных расширила видовой состав блох Вьетнама до 42 видов. Сунцов с соавторами (Сунцов, Сунцова, 1999; Beaucourgnu et al., 2000) в ходе своей работы собрали 30 видов блох с 34 видов диких мелких млекопитающих, синантропных крыс и домашних животных. Ими описано 5 новых для Вьетнама родов и 14 видов блох, в том числе пять видов, новых для науки (Сунцов, 2001).

Для фауны блох млекопитающих Вьетнама в настоящее время известно 50 видов и подвидов (Гроховская, 1967; Сунцова, 1998; Сунцов, Сунцова, 2000; Сунцов, 2001; Nguyen Van Chau, Nguyen Thu Van, 2004). Ниже приведен обобщенный список блох, так как ни в одном источнике полного списка не представлено:

Cem. Ancistropsyllidae Toumanoff et Fuller, 1947  
*Ancistropsylla roubaudi* Toumanoff et Fuller, 1947  
 Cem. Ceratophyllidae Dampf, 1908  
*Macrostylophora hastata* (Jordan et Rothschild, 1921)  
*Macrostylophora liae* (Wang Dwenching, 1957)  
*Macrostylophora perplexa* Beaucournu et Sountsov, 1999  
*Macrostylophora pilata* (Jordan et Rothschild, 1922)  
 Cem. Hystrichopsyllidae Tiraboschi, 1904  
*Ctenophthalmus peregrinus* Beaucournu et Sountsov, 1998  
*Liuopsylla simondi* Beaucournu et Sountsov, 1998  
*Neopsylla avida* Jordan, 1931  
*Neopsylla bana* Beaucournu et Sountsov, 1997  
*Neopsylla bidentatiformis* (Wagner, 1893)  
*Neopsylla dispar* Jordan, 1932  
*Neopsylla dispar* subsp. *fukienensis* Chao Hsuifu, 1947  
*Neopsylla ninae* Beaucournu et Sountsov, 1999  
*Neopsylla stevensi* Rothschild, 1915  
*Neopsylla tricata* Jordan, 1931  
*Palaeopsylla remota* Jordan, 1929  
*Stenischia mirabilis* Jordan, 1932  
 Cem. Ischnopsyllidae Wahlgren, 1907  
*Ischnopsyllus delectabilis* Smit, 1952  
*Ischnopsyllus indicus* Jordan, 1931  
*Lagaropsylla putilla* Jordan et Rothschild, 1921  
*Thaumapsylla breviceps* Rothschild, 1907  
*Macrostylophora probata* (Jordan et Rothschild, 1922)  
*Monopsyllus anisus* Rothschild, 1907  
*Nosopsyllus fasciatus* (Bosc, 1800)  
*Nosopsyllus nicanus* Jordan, 1937  
*Nosopsyllus wualis* Jordan, 1941  
*Paraceras laxisinus* Xie Baoqui, He Jinghou et Li Kueichen, 1980  
*Paraceras sauteri* (Rothschild, 1914)  
 Cem. Leptopsyllidae Rothschild et Jordan, 1915  
*Acropsylla episema* Rothschild, 1911  
*Acropsylla girshami* Traub, 1950  
*Cratynius yunnanus* Li Kueichen, Xao Baoqi et Liao Haorong, 1980  
*Leptopsylla segnis* (Schonherr, 1811)

Сем. Pulicidae Billberg, 1820

*Ctenocephalides canis* (Curtis, 1826)

*Ctenocephalides felis felis* (Bouche, 1835)

*Ctenocephalides orientis* (Jordan, 1925)

*Pariodontis riggenbachi wernecki* Costa Lima, 1940

*Pariodontis subjugis* Jordan, 1925

*Pulex irritans* Linnaeus, 1758

*Xenopsylla astia* Rothschild, 1911

*Xenopsylla cheopis* (Rothschild, 1903)

*Xenopsylla vexabilis* Jordan, 1925

Сем. Stivaliidae Mardon, 1978

*Aviostivalius klossi bispiniformis* (Li Kueichen et Wang Dwenching, 1958)

*Aviostivalius klossi* (Jordan et Rothschild, 1922)

*Gryphopsylla jacobsoni* (Jordan et Rothschild, 1922)

*Lentistivalius insolli* (Traub, 1950)

*Lentistivalius occidentayunnanus* Li Kueichen, Xie Baoqi et Gong Zhengda, 1981

*Medwayella cambodia* (Klein, 1970)

*Medwayella robinsoni* (Rothschild, 1905)

*Medwayella vietnamensis* Chau et Van, 2004

*Stivalius aporus* subsp. *rectodigitus* Li Kueichen et Wang Dwenching, 1958.

За период работы нами отловлено 569 экз. мелких млекопитающих, относящихся к 28 видам: *Rattus argentiventer* (Robinson et Kloss, 1916) (серебристая крыса) – 1 экз.; *Rattus flavipectus* (Milne-Edwards, 1871) (желтогрудая крыса) – 64; *Rattus nitidus* (Hodgson, 1845) (гималайская крыса) – 110; *Rattus koratensis* Kloss, 1919 (лесная крыса) – 77; *Rattus losea* (Swinhoe, 1871) (полевая крыса) – 1; *Rattus molliculus* Robinson et Kloss, 1922 (большая полевая крыса) – 13; *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) (серая крыса) – 175; *Berylmys bowersi* (Anderson, 1879) (крыса Боверса) – 10; *Leopoldamys edwardsi* (Thomas, 1882) (крыса Эдвардса) – 9; *Niviventer fulvescens* (Gray, 1847) (каштановая крыса) – 7; *Niviventer niviventer* (Hodgson, 1836) (белобрюхая крыса) – 1; *Mus pahari* Thomas, 1916 (сиккимская мышь) – 1; *Mus musculus* Linnaeus, 1758 (домовая мышь) – 1; *Mus caroli* Bonhote, 1902 (мышь Кароли, или рюкюйская мышь) – 3; *Herpestes urva* (Hodgson, 1836) (мангуст-крабоед) – 1; *Anourosorex squamipes* Milne-Edwards, 1872 (кротовая белозубка) – 2; *Crocidura fuliginosa* (Blyth, 1855) (южноазиатская белозубка) – 2; *Rousettus amplexicaudatus* (E. Geoffroy, 1810) (цепкохвостая летучая собака) – 14; *Macroglossus sobrinus* K. Andersen, 1911 (горный длинноязыкий крылан) – 5; *Cynopterus sphinx* (Vahl, 1797) (индийский короткомордый крылан) – 23; *Rhinolophus affinis* Horsfield, 1823 (азиатский подковонос) – 15; *Rhinolophus sinicus* K. Andersen, 1905 (южнокитайский подковонос) – 1; *Rhinolophus pearsoni* Horsfield,

1851 (подковонос Пирсона) – 1; *Rhinolophus thomasi* K. Andersen, 1905 (подковонос Томаса) – 1; *Rhinolophus macrotis* Blyth, 1844 (длинноухий подковонос) – 2; *Hipposideros armiger* (Hodgson, 1835) (гималайский листонос) – 1; *Eonycteris spelaea* (Dobson, 1871) (пещерный крылан) – 2; *Tarphozous melanopogon* Temminck, 1841 (чернобородый мешкокрыл) – 26. При осмотре мелких млекопитающих на наличие эктопаразитов собрано 375 экз. блох. В табл. 1 представлены таксономический состав и количественные показатели блох, собранных с грызунов. В таблицу не внесены данные по насекомоядным и рукокрылым, поскольку при их осмотре на наличие эктопаразитов блох не обнаружено. На рукокрылых (*C. sphinx*) обнаружен только один экземпляр блохи – *Thaumapsylla breviceps* subsp. *orientalis* Smit, 1954. Так же в табл. 1 не вошли данные по провинции Дьенбьен (Điền Biên), так как во время работы там не было собрано ни одной блохи.

**Таблица 1.** Таксономический состав и количество блох, собранных с грызунов на территории северных провинций Вьетнама в 2019–2020 гг.

**Table 1.** Taxonomic composition and number of fleas collected from rodents in the northern provinces of Vietnam in 2019–2020.

Виды млекопитающих	Количество грызунов	Виды и количество блох										Всего блох
		<i>X. cheopis</i>	<i>X. astita</i>	<i>P. himalaica</i>	<i>N. dispar</i>	<i>N. tricata</i>	<i>N. nicanus</i>	<i>L. segnis</i>	<i>C. felis</i>	<i>A. klossi</i>	<i>S. aporus rectodigitus</i>	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Каобанг (Cao Bằng) 2019–2020 гг.												
<i>R. norvegicus</i>	25	48	-	-	-	-	1	-	-	-	-	49
<i>R. flavipectus</i>	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>R. nitidus</i>	14	21	-	-	-	-	-	1	-	-	-	22
<i>R. losea</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>R. koratensis</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>N. fulvescens</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>B. bowersi</i>	3	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	4
Всего:	51	70	-	-	4	-	1	1	-	-	-	76
Хазянг (Hà Giang) 2019–2020 гг.												
<i>R. norvegicus</i>	100	30	-	-	-	-	-	13	-	-	-	43
<i>R. nitidus</i>	24	81	-	-	-	-	-	-	-	-	-	81
<i>R. flavipectus</i>	3	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>R. koratensis</i>	4	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>B. bowersi</i>	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>M. musculus</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Всего:	133	114	-	-	-	-	-	14	1	-	-	129

Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continuation

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Лайтяу (Lai Châu) 2019–2020 гг.												
<i>R. norvegicus</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>R. nitidus</i>	52	-	1	3	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>R. flavipectus</i>	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>R. koratensis</i>	68	-	-	28	1	-	-	-	1	-	1	31
<i>R. molliculus</i>	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>N. niviventer</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>N. fulvescens</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>L. edwardsi</i>	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>B. bowersi</i>	4	-	-	-	3	16	-	-	-	-	-	19
<i>M. pahari</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
Всего:	166	-	1	31	4	16	-	-	1	-	1	54
Лангшон (Lang Son) 2019–2020 гг.												
<i>R. norvegicus</i>	49	40	-	-	-	-	-	-	2	-	-	42
<i>R. nitidus</i>	7	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14
<i>R. flavipectus</i>	14	3	-	-	-	-	-	-	-	2	-	5
<i>R. koratensis</i>	2	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8
<i>N. fulvescens</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>B. bowersi</i>	2	-	-	-	8	-	-	-	-	-	-	8
<i>M. caroli</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
Всего:	76	65	-	-	8	-	-	-	2	2	-	77
Лаокай (Lao Cai) 2019 г.												
<i>R. nitidus</i>	6	20	-	-	-	-	-	3	-	1	-	24
<i>R. flavipectus</i>	6	8	-	-	-	-	-	-	-	-	1	9
<i>R. koratensis</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>R. molliculus</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
Всего:	14	28	-	-	-	-	-	3	-	1	1	33
Куангнинь (Quang Ninh) 2019 г.												
<i>R. molliculus</i>	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>R. flavipectus</i>	14	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>R. argentiventer</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>N. fulvescens</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>M. caroli</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
Всего:	22	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
Итого:	473	282	1	31	16	16	1	18	4	3	2	374

Во время работы нами обнаружено 11 видов блох, один из них – *Peromyscopsylla himalaica* (Rothschild, 1915) – отмечен для Вьетнама впервые. Данный вид распространен в Китае, Японии и Индии (Medvedev et al., 2020). Нами *P. himalaica* собран в количестве 31 экз. в провинции Лайтяу (Lai Châu) (табл. 1): 26 экз. сняты с *R. koratensis* в коммуне Mù Sang района Phong Thổ (22.665042, 103.309602) и 5 экз. – с *R. koratensis* и *R. nitidus* в коммуне Mù Sang район Phong Thổ (22.660001, 103.305473).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Составлен обобщенный список видов блох млекопитающих Социалистической Республики Вьетнам. С учетом впервые обнаруженного на вьетнамской территории вида блохи *P. himalaica* данный список насчитывает 51 вид. Так как на прилегающих территориях Китайской Народной Республики на сегодняшний день известно 153 вида (и подвида) блох (Zhengda Gong et al., 2007), то можно предположить, что указанный список блох Вьетнама далеко не окончательный и при последующем изучении, несомненно, будет расширен.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках исполнения распоряжения Правительства Российской Федерации от 13.07.2019 г. № 1536-р «О научно-методической и материально-технической поддержке Социалистической Республики Вьетнам в целях противодействия угрозам инфекционных болезней и рискам, связанным с опасными для здоровья химическими веществами» и НИР 82-1-20 «Совершенствование эпидемиологического надзора за чумой и другими опасными инфекционными заболеваниями на территории Социалистической Республики Вьетнам» (Гос. Регистрационный номер: АААА-А20-120012090034-4).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гроховская И.М. 1967. Кровососущие насекомые и клещи Вьетнама – переносчики болезней человека. Дис. ... докт. биол. наук. М., 37 с. [Grohovskaya I.M. 1967. Krovososushchie nasekomye i kleshchi V'etnama – perenoschiki boleznej cheloveka. dis. ... dokt. biol. nauk. M., 37 s. (in Russian)].
- Медведев С.Г., Вержуцкий Д.Б., Котти Б.К. 2020. Разнообразие переносчиков возбудителя чумы: полигастальные паразиты – блохи рода *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). Паразитология 54 (3): 205–230. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2020. Diversity of fleas (Siphonaptera), vectors of plague pathogens: the flea *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). Parazitologiya 54 (3): 205–230. (in Russian)]. <https://doi.org/10.31857/S1234567806030037>
- Поршаков А.М., Чумачкова Е.А., Касьян Ж.А., Оглодин Е.Г., Мо Лыонг Тхи, Во Вьет Кьонг, Чинь Ван Тоан, Буй Тхи Тхань Нга 2020. Результаты эпизоотологического обследования на чуму и другие зоонозы в северных провинциях Социалистической Республики Вьетнам весной 2019 г. Проблемы

особо опасных инфекций 1: 133–138. [Porshakov A.M., Chumachkova E.A., Kas'yan Z.A., Oglodin E.G., Mo L., Cuong V., Toan C., Nga B. 2020. Results of epizootiological survey on plague and other zoonotic infections in the northern provinces of the Socialist Republic of Vietnam during spring months of 2019. *Problems of Particularly Dangerous Infections* (1): 133–138. (in Russian)]. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2020-1-133-138>

- Слудский А.А. 2014. Эпизоотология чумы (обзор исследований и гипотез). Часть 1. Деп. в ВИНТИ 11.08.2014, № 231-B2014. [Sludskij A.A. 2014. Epizootologiya chumy (obzor issledovanij i gipotez). CHast' 1. Dep. v VINITI 11.08.2014, № 231-V2014. (in Russian)].
- Сунцов В.В. 2001. Зоолого-паразитологические аспекты происхождения микроба *Yersinia pestis* и генезис очагов чумы. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 50 с. [Suntsov V.V. 2001. Zoologo-parazitologicheskie aspekty proiskhozhdeniya mikroba *Yersinia pestis* i genezis ochagov chumy. Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. M., 50 s. (in Russian)].
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И. 1999. Блохи и гамазовые клещи на территориях «экоцида» и интенсивного хозяйственного освоения во Вьетнаме. *Зоологический журнал* 5: 573–579. [Suntsov V.V., Suntsova N.I. Flea (Siphonaptera) and mite (Gamasina) faunas of small mammals on territories of "ecocide" and intensive economic development in south Vietnam. *Zoologicheskij zhurnal* 5: 573–579. (in Russian)].
- Сунцова Н.И. 1998. Фауна блох (Siphonaptera) и гамазовых клещей (Gamasoidea) Вьетнама в связи с проблемой чумы. Дис. ... канд. биол. наук. М., 244 с. [Suntsova N.I. 1998. Fauna bloh (Siphonaptera) i gamazovyh kleshchey (Gamasoidea) V'etnama v svyazi s problemoj chumy. Dis. ... kand. biol. nauk. M., 244 s. (in Russian)].
- Сунцова Н.И., Сунцов В.В. 2000. Замечания по зоогеографии блох Вьетнама. В кн.: Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане 2: 214–218. [Suntsova N.I., Suntsov V.V. 2000. Zamechaniya po zoogeografii bloh V'etnama. In: *Karantinnye i zoonoznye infekcii v Kazakhstane* 2: 214–218. (in Russian)].
- Beaucournu J.C., Sountsov V.V., Ly Thi Vi Huong, Sountsova N.I. 2000. Esquisse d'une biogeographie des puces (Insecta, Siphonaptera) du Vietnam. *Biogeographica* 76 (1): 1–20.
- Liyuan Shi, Guirong Yang, Zhikai Zhang, Lianxu Xia, Ying Liang, Hongli Tan, Jinrong He, Jianguo Xu, Zhizhong Song, Wei Li, Peng Wang 2018. Reemergence of human plague in Yunnan, China in 2016. *PLoS ONE* 13(6): e0198067. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198067>
- Medvedev S., Lobanov A., Lyangouzov I. 2020. Parhost World Database of Fleas (version 2, Nov 2005). In: Roskov Y., Ower G., Orrell T., Nicolson D., Bailly N., Kirk P.M., Bourgoin T., DeWalt R.E., Decock W., van Nieukerken E.J., Penev L. (eds). *Species 2000 and ITIS Catalogue of Life, 2020-12-01*. Режим доступа: [www.catalogueoflife.org](http://www.catalogueoflife.org) (28 марта 2021)
- Nguyen Van Chau, Nguyen Thu Van 2004. Three species of fleas new (Insecta: Siphonaptera) parasitic in small mammals in Vietnam. *Journal of biology* 26 (3A): 19–26. (in Vietnamese).
- Peng Wang, Liyuan Shi, Fuxin Zhang, Ying Guo, Zhikai Zhang, Hongli Tan, Zhigang Cui, Yibo Ding, Ying Liang, Yun Liang, Dongzheng Yu, Jianguo Xu, Wei Li, Zhizhong Song 2018. Ten years of surveillance of the Yulong plague focus in China and the molecular typing and source tracing of the isolates. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 12 (3): e0006352. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0006352>
- Zhang X., Hai R., Wei J., Cui Z., Zhang E., Song Z., Yu D. 2009. MLVA distribution characteristics of *Yersinia pestis* in China and the correlation analysis. *BMC Microbiology* 9, 205 (2009). <https://doi.org/10.1186/1471-2180-9-205>
- Zhengda Gong, Liyun Zhang, Xingde Duan, Xiguang Feng, Junqi Ge, Dongmei Li, Qiyong Liu 2007. Species richness and fauna of fleas along a latitudinal gradient in the Three Parallel Rivers landscape. *China [J]. Biodiversity Science* 15 (1): 61–69. (in Chinese)]. DOI:10.1360/biodiv.060150

## ADDITION TO FLEA FAUNA OF VIETNAM

A. M. Porshakov, M. G. Korneev, E. A. Chumachkova,  
Nguyen Van Chau, Thinh Van Toan, Vo Viet Cuong

**Keywords:** fleas, mammals, Vietnam, *Peromyscopsylla himalaica*

### SUMMARY

The analysis of the literature data showed that the present day flea fauna of mammals in Vietnam is represented by 50 flea species. In 2019–2020, we surveyed seven northern provinces of Vietnam, including Điện Biên, Lai Châu, Lào Cai, Hà Giang, Lạng Sơn, Cao Bằng, and Quảng Ninh, adjacent to the People's Republic of China. During the study period, 569 specimens of small mammals, belonging to 28 species were captured. 375 specimens of fleas, belonging to 11 species were collected, of those, one species (*Peromyscopsylla himalaica* (Rothschild, 1915)) was discovered in Vietnam for the first time.

УДК 595.422

**ГАМАЗОВЫЕ КЛЕЩИ ГНЕЗД БЕРЕГОВОЙ ЛАСТОЧКИ  
(*RIPARIA RIPARIA* (LINNAEUS, 1758))  
НА ТЕРРИТОРИИ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ**

**© 2021 г. Е. Н. Кондратьев<sup>a,b,\*</sup>, М. Г. Корнеев<sup>a</sup>,  
А. М. Поршаков<sup>a</sup>, А. Н. Матросов<sup>a</sup>**

<sup>a</sup> ФКУЗ «Российский научно-исследовательский противочумный институт  
«Микроб» Роспотребнадзора,  
ул. Университетская, 46, Саратов, 410005 Россия

<sup>b</sup> Саратовский национальный исследовательский государственный университет  
им. Н. Г. Чернышевского,

ул. Астраханская, 83, Саратов, 410012 Россия

\* e-mail: eugene.n.kondratyev@gmail.com

Поступила в редакцию 12.05.2021 г.

После доработки 25.06.2021 г.

Принята к публикации 01.07.2021 г.

Приведены новые данные о видовом составе гамазовых клещей, обитающих в гнездах береговой ласточки (*Riparia riparia* (Linnaeus, 1758)) на территории Саратовской области, и проведен сравнительный анализ обнаруженных видов. Всего было обнаружено 16 видов Gamasina из 12 родов и 8 семейств. Выявлено 8 видов гамазовых клещей, ранее не отмечавшихся в регионе: *Geholaspis mandibularis* (Berlese, 1904), *Pachylaelaps perlucidus* Mařán, 2007, *Ameroseius delicatus* Berlese, 1918, *Aceoseius muricatus* (Koch, 1839), *Protogamasellus mica* (Athias-Henriot, 1961), *Dermanyssus hirundinis* (Hermann, 1804), *Haemogamasus liponyssoides* Ewing, 1925, *Hypoaspis* (*Geolaelaps*) *expolitus* Berlese, 1905.

**Ключевые слова:** гамазовые клещи, Gamasina, береговая ласточка, *Riparia riparia*, Саратовская область

**DOI:** 10.31857/S0031184721040062

Гамазовые клещи (Gamasina: Mesostigmata) – многочисленный, широко распространенный инфраотряд клещей, включающий более 6000 паразитических и свободноживущих видов. Фауна, экология, распространение и медицинское значение многих видов изучены недостаточно. Бутенко (1962) опубликовала обзор по гамазовым клещам, связанным с птицами, где приведен перечень работ с 1803 по 1959 год, вклю-

чающий 284 библиографических источника из отечественных и зарубежных изданий. Для береговой ласточки (*Riparia riparia* (Linnaeus, 1758)) в обзоре указано 6 видов гамазид: *Macrocheles matrius* (Hull, 1925), *Androlaelaps casalis* (Berlese, 1887), *Eulaelaps stabularis* (Koch, 1836), *E. novus* Vitzthum, 1925, *Haemogamasus ambulans* (Thorell, 1872) и *Dermanyssus hirundinis* (Hermann, 1804). Данные по свободноживущим видам в цитируемой публикации не приведены. В последующем список гамазовых клещей гнезд береговой ласточки значительно пополнился. Так, на территории Республики Татарстан обнаружены гамазовые клещи *A. casalis*, *E. stabularis*, *D. hirundinis*, *Ornithonyssus sylviarum* (Canestrini et Fanzago, 1877), *Hypoaspis murinus* Strandtmann et Menzies, 1948, *H. aculeifer* (Canestrini, 1883), *Androlaelaps sardous* Berlese, 1911, *Euryparasitus emarginatus* (Koch, 1839), *Proctolaelaps* sp., *Antennoseius* aff. *oudemansi* (Thor, 1930), *Ameroseius pavidus* (Koch, 1839), *Am.* aff. *fimetorum* Karg, 1971, *Macrocheles decoloratus* (Koch, 1839), *M. glaber* (Müller, 1860), *M. matrius*, *Parasitus lunaris* Berlese, 1882, *Veigaia nemorensis* (Koch, 1839), *Poecilochirus necrophori* Vitzthum, 1930 (Бутенко, 1959; Борисова, 1968, 1972, 1978). На территории Камчатки Васильев и Емельянова (1972) нашли в гнездах *R. riparia* 3 вида: *Hg. ambulans*, *E. kolpakovae* Bregetova, 1950, *M. decoloratus*. В Западной Сибири Сапегиной и др. (1972) в гнездах *R. riparia* найдены клещи: *E. novus*, *H. kitanoi riparius* Davydova, 1966, *Hg. ambulans*, *A. casalis*, *M. decoloratus*, *M. matrius*, *H. murinus*, *D. hirundinis*, *Hirstionyssus musculi* (Johnston, 1849), *Parasitus fimetorum* (Berlese, 1904), *P. setosus* Oudemans & Voigt, 1904, *Pachylaelaps tessellatus* Berlese, 1920. В дальнейшем Якименко и др. (1991), изучавшие фауну гамазид в восточном Казахстане и западной Сибири, дополнили список: *P. oudemansi* (Berlese, 1904), *P. remberti* (Oudemans, 1912), *P. celer* (Koch, 1835), *P. lunaris*, *P. fimetorum*, *P.* aff. *consanguineus* Oudemans et Voigt, 1904, *P. setosus*, *Gamasodes bispinosus* (Halbert, 1915), *Poecilochirus necrophori*, *Am. lanatus* Solomon, 1969, *Am. corbicula* (Sowerby, 1806), *Lasioseius confuses* Evans, 1958, *Proctolaelaps pygmaeus* (Müller, 1860), *Gamasellus montanus* (Willmann, 1936), *M. matrius*, *M. nataliae* Bregetova & Koroleva, 1960, *M. decoloratus*, *M. glaber*, *H. lubrica* Oudemans et Voigts, 1904, *H. pavlovskii* Bregetova, 1956, *A. casalis*, *E. stabularis*, *E. novus*, *E. kolpakovae* Bregetova, 1950, *Hg. ambulans*, *Hg. nidi* Michael, 1892, *Hg. nidiformes* Bregetova, 1952, *Hirstionyssus isabellinus* (Oudemans, 1913), *O. sylviarum*, *D. gallinae* (De Geer, 1778), *D. hirundinis*, *Zercoti moravicus* Halašková, 1970, *Z. forsslundi* Sellnick, 1958, *Z. zelawaiensis* Sellnick, 1944. В Рязанской области на территории Окского заповедника Бутенко (2003) нашла 4 вида в гнездах *R. riparia*: *Parasitus* sp., *Macrocheles* sp., *Hypoaspis* sp., *D. hirundinis*. В Воронежской области Труфановой и Кривцовой (2018) в гнездах *R. riparia* отмечен *A. casalis*.

Обзорных работ, описывающих фауну, экологию, распространение гамазовых клещей, связанных с гнездом *R. riparia* или самой птицей на территории Саратовской области, практически нет. В работе Засухина и др. (1930) указывается три вида гамазовых клещей, собранных в окрестностях г. Саратова. Только один из них связан

с птицами – *Dermanyssus galinae* (De Geer, 1778), найденный в птичнике. Лишь недавно стали появляться публикации по фауне гамазид в гнездах *R. riparia* на территории этого региона (Кондратьев, 2019; Корнеев и др., 2020).

Цель нашей работы – изучение фауны и численности гамазовых клещей, экологически связанных с гнездами береговой ласточки, на территории Саратовской области.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Материал был собран из гнезд береговой ласточки в следующих районах Саратовской области: в мае, июне и августе 2012 г. в Красноармейском, Ровенском и Энгельском; в июне 2016 г. в Воскресенском; в июне и июле 2019 г. в Красноармейском, Саратовском и Хвалынском; в июне и июле 2020 г. в Лысогорском, Саратовском и Хвалынском. Всего было собрано 213 гнезд. В 2012 и 2016 годах собрано 87 и 10 гнезд соответственно, все они были заброшенными; в 2019 г. собрано 42 гнезда с птенцами или яйцами; в 2020 г. собрано 66 гнезд с птенцами или яйцами. Гнездовой материал извлекали при раскапывании нор и разбирали в 2012 и 2016 гг. вручную, в 2019, 2020 гг. – с помощью эклектора Туллгрена. Материал фиксировали в 70% растворе этанола.

Определение видовой принадлежности клещей проводили путем микроскопирования временных препаратов, изготовленных с использованием 80% молочной кислоты (Поршаков и др., 2017).

Надродовая классификация приведена по: Lindquist et al. (2009), номенклатура родов гамазовых клещей – по определителям Брегетовой (1956), Брегетовой и др. (1977) и Mařán et al. (2016).

Для количественного учета гамазовых клещей, собранных из гнезд береговой ласточки, производили расчеты индекса обилия (ИО) и индекса доминирования (ИД). Результаты камеральной обработки суммировали в таблицы, где представлены абсолютные значения (*N*) и числовые индексы (доминирования, обилия) по видам клещей в гнездах береговой ласточки.

Для классификации гамазид по типу питания использовали схему, предложенную в работе Тагильцева и др. (1990). В соответствии с ней все представленные в наших материалах виды распределены по пяти группам: хищники (X), сапрофаги (С), разноядные (Р), облигатные неисклЮчительные гематофаги (ОНГ) и облигатные исклЮчительные гематофаги (ОИГ).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общее число гамазовых клещей, собранных из 213 гнезд, составило 8959 экз. (табл. 1). В гнездах береговой ласточки на территории Саратовской области найдено 16 видов, принадлежащих к 12 родам и 7 семействам.

По своей численности виды существенно различались между собой: 86.2% всех сборов (5634 экз.) приходилось на долю *A. casalis*. Более чем 100 экземплярами были представлены 4 вида: *Melichares* sp. (253 экз., 3.87%), *H. (P.) lubrica* (210 экз., 3.21%), *H. (Stratiolaelaps) miles* Berlese, 1882 (193 экз., 2.95%) и *H. (Geolaelaps) heselhausi* Oudemans, 1912 (116 экз., 1.77%). Еще 4 вида представлены более чем 10 экземплярами: *Hypoaspis (Geolaelaps) expolitus* Berlese, 1905 (69 экз., 1.06%), *D. hirundinis* (19 экз., 0.29%), *H. (G.) aculeifer* (16 экз., 0.24%) и *Ameroseius delicatus* Berlese, 1918 (13 экз., 0.20%). Оставшиеся 7 видов представлены не более чем 10 экземплярами.

**Таблица 1.** Состав и экологическая характеристика гамазовых клещей, связанных с береговой ласточкой (*Riparia riparia* (Linnaeus, 1758)) в Саратовской области

**Table 1.** Species composition and ecological characteristic of gamasid mites associated with the sand martin (*Riparia riparia* (Linnaeus, 1758)) in Saratov Province

№	Вид	Тип питания	2012			2016			2019			2020		
			N, экз.	ИО	ИД	N, экз.	ИО	ИД	N, экз.	ИО	ИД	N, экз.	ИО	ИД
1	<i>Cyrtolaelaps</i> sp.	X	-	-	-	Rhodacaridae			1	0.02	0.02	-	-	-
2	<i>Rhodacarellus</i> sp.	X	-	-	-	Macrochelidae			-	-	-	2	0.03	0.05
3	<i>Geh. mandibularis</i> <sup>1</sup>	X	-	-	-	Pachylaelapidae			-	-	-	1	0.02	0.03
4	<i>Pach. perlucidus</i> <sup>1</sup>	C	-	-	-	Ameroseiidae			-	-	-	1	0.02	0.03
5	<i>Am. delicatus</i> <sup>1</sup>	P	-	-	-	Ascidae			9	0.21	0.19	4	0.06	0.10
6	<i>Las. muricatus</i> <sup>1</sup>	X	-	-	-				-	-	-	7	0.11	0.18
7	<i>Pr. mica</i> <sup>1</sup>	X	-	-	-	Melicharidae			-	-	-	1	0.02	0.03
8	<i>Melichares</i> sp.	X	-	-	-	Dermanyssidae			-	-	-	253	3.83	6.36
9	<i>D. hirundinis</i> <sup>1</sup>	ОИГ	-	-	-	Laelapidae			9	0.10	0.08	15	0.23	0.38
10	<i>A. casalis</i>	ОНГ	222	2.55	85.38	7	0.7	100	2487	59.21	52.77	2918	44.21	73.34
11	<i>Hg. liponyssoides</i> <sup>1</sup>	ОИГ	-	-	-				-	-	-	1	0.02	0.03
12	<i>H. aculeifer</i>	X	-	-	-				13	0.31	0.28	3	0.05	0.08
13	<i>H. exopolitus</i> <sup>1</sup>	X	-	-	-				69	1.64	1.46	-	-	-
14	<i>H. heselhausi</i>	P	-	-	-				-	-	-	116	1.76	2.92
15	<i>H. miles</i>	X	4	0.05	1.54				92	2.19	1.95	97	1.47	2.44
16	<i>H. lubrica</i>	P	34	0.39	13.08				175	4.17	3.71	1	0.02	0.03
	Личинки								219	5.21	4.65	53	0.80	1.33
	Протоинимфы								1644	39.14	34.88	107	1.62	2.69
	Дейтонимфы											399	6.05	10.03

Примечание.<sup>1</sup> – виды, впервые отмеченные для данной территории.

Note.<sup>1</sup> – species recorded for the first time on this territory.

Из группировок, выделенных по типу питания, по числу видов преобладали хищники и разноядные клещи. Видовое разнообразие гематофагов было ниже, но по абсолютному и относительному обилию они намного превосходили группы, не использующие в пищу кровь. Около 86% от общего объема сборов из гнезд *R. riparia* приходилось на долю группировки облигатных неисключительных гематофагов.

На территории Саратовской области впервые отмечено 8 видов гамазовых клещей, относящихся к 8 родам 7 семейств: *Geholaspis mandibularis* (Berlese, 1904), *Pachylaelaps perlucidus* Mařán, 2007, *Am. delicatus*, *Aceoseius muricatus* (C.L. Koch, 1839), *Protogamasellus mica* (Athias-Henriot, 1961), *D. hirundinis*, *Haemogamasus liponyssoides* Ewing, 1925, *H. (G.) expolitus* Berlese, 1905).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании исследований, проведенных на территории Саратовской области, установлено, что с *R. riparia* связано 16 видов гамазовых клещей. Нами выявлено 8 видов гамазовых клещей, ранее не отмечавшихся на территории Саратовской области. Можно предположить, что указанный список гамазид для Саратовской области далеко не исчерпывающий и при последующем изучении, несомненно, будет пополняться новыми видами.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисова В.И. 1968. К познанию фауны береговой (*Riparia riparia* L.), городской (*Delichon urbica* L.) и деревенской (*Hirundo rustica* L.) ласточек ТАССР. В кн.: Попова В.А. (ред.). Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Казань, Издательство КГУ, 162–179. [Borisova V.I. 1968. K poznaniyu fauny beregovoy (*Riparia riparia* L.), gorodskoy (*Delichon urbica* L.) i derevenskoy (*Hirundo rustica* L.) lastochek TASSR. V kn.: Popova V.A. (red.). Prirodnye resursy Volzhsko-Kamskogo kraja. Zhivotny mir. Kazan, Izdatelstvo KGU, 162–179. (in Russian)].
- Борисова В.И. 1972. Итоги изучения экологии гнездово-норовых паразитов птиц ТАССР. Паразитология 6 (5): 457–464. [Borisova V.I. 1972. On ecology of burrow-nest parasites of birds from Tataria. Parazitologiya 6 (5): 457–464. (in Russian)].
- Борисова В.И. 1978. К структуре гнездово-норовых ценозов ласточек. Паразитология 12 (5): 377–382. [Borisova V.I. 1978. On the structure of nest-burrow coenoses of martins. Parazitologiya 12 (5): 377–382. (in Russian)].
- Брегетова Н.Г. 1956. Гамазовые клещи (Gamasoidea): краткий определитель. М., Л., Издательство АН СССР, 247 с. [Bregetova N.G. 1956. Gamazovye kleshhi (Gamasoidea): kratkiy opredelitel. M., L., Izdatelstvo AN SSSR, 247 p. (in Russian)].
- Брегетова Н.Г., Вайнштейн Б.А., Кадите Б.А., Королева Е.В., Петрова А.Д., Тихомиров С.И., Щербак Г.И. 1977. Определитель обитающих в почве клещей Mesostigmata. Л., Наука, 718 с. [Bregetova N.G., Vaynshtejn B.A., Kadite B.A., Koroleva E.V., Petrova A.D., Tihomirov S.I., Shherbak G.I. 1977. Opredelitel obitayushhiv v pochve kleshhey Mesostigmata. L., Nauka, 718 pp. (in Russian)].
- Бутенко О.М. 1959. Гамазоидные клещи и блохи, найденные на птицах во время их осеннего пролета и ночевки в Татарской АССР. Научные доклады высшей школы. Биологические науки 2: 16–18. [Butenko O.M. 1959. Gamazoidnye kleshhi i blohi, naydennye na pticah vo vremya ih osennego proleta i nochevok v Tatarskoy ASSR. Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki 2: 16–18. (in Russian)].

- Бутенко О.М. 1962. Обзор гамазоидных клещей (Gamasoidea, Parasitiformes), связанных с птицами. Труды Окского государственного заповедника 4: 353–385. [Butenko O.M. 1962. Obzor gamazoidnyh kleshhey (Gamasoidea, Parasitiformes), svyazannyh s pticami. Trudy Okskogo gosudarstvennogo zapovednika 4: 353–385. (in Russian)].
- Бутенко О.М. 2003. Гамазовые клещи (Acarina, Gamasina) птиц и мелких млекопитающих Окского заповедника. Труды Окского государственного заповедника 22: 486–503. [Butenko O.M. 2003. The mites (Acarina, Gamasina) of birds and small mammals in the Oka Reserve. Proceedings Oka Reserve 22: 486–503. (in Russian)].
- Васильев Г.И. Емельянова Н.Д. 1972. Заметки по эктопаразитам и сожителям нор береговой ласточки и ворона на Западно-Камчатской равнине. Трансконтинентальные связи перелетных птиц и их роль в распространении арбовирусов. Материалы 5-го симпозиума по изучению роли перелетных птиц в распространении арбовирусов, Новосибирск, Россия, 20-27 июля 1969, 375–378. [Vasiliev G.I. Emelianova N.D. 1972. Ectoparasites of *Riparia riparia* and *Corvus carone* in the Tigyl River Valley, Kamchanka. Papers V symposium on the study of the role of migrating birds in the distribution of arboviruses, Novosibirsk, Russia, 20-27 July 1969, 375–378. (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 (Саратов) 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 (Saratov) 9 (2): 401–405. (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)].
- 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., Яковлев С.А., Курняева А.Д. 2017. 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)].
- Сапегина В.Ф., Давыдова М.С., Петрова В.П. 1972. Паразитофауна гнезд береговой ласточки. Трансконтинентальные связи перелетных птиц и их роль в распространении арбовирусов. Материалы 5-го симпозиума по изучению роли перелетных птиц в распространении арбовирусов, Новосибирск, Россия, 20-27 июля 1969, 380–382. [Sapegina V.F., Davydova M.S., Petrova V.P. 1972. Formation of parasitic fauna of nests of *Riparia riparia* in Western Siberian. Papers V symposium on the study of the role of migrating birds in the distribution of arboviruses, Novosibirsk, Russia, 20-27 July 1969, 380–382. (in Russian)].

- Тагильцев А.А., Тарасевич Л.Н., Богданов И.И., Якименко В.В. 1990. Изучение членистоногих убежищного комплекса в природных очагах трансмиссивных вирусных инфекций. Томск, Издательство Томского университета, 106 с. [Tagiltcev A.A., Tarasevich L.N., Bogdanov I.I., Jakimenko V.V. 1990. Izuchenie chlenistonogih ubezhisshnogo kompleksa v prirodnyh ochagah transmissivnyh virusnyh infekciy. Tomsk, Izdatelstvo Tomskogo universiteta, 106 pp. (in Russian)].
- Труфанова Е.И., Кривцова М.А. 2018. К изучению гнездово–норовых микробиоценозов ласточек (Hirundinidae) в Воронежской области. Современные проблемы общей и прикладной паразитологии. Материалы XII научно–практической конференции памяти профессора В. А. Ромашова. Воронеж, Россия, 1–2 ноября 2018, 66–71. [Trufanova E.I., Krivtcova M.A. 2018. Contribution to study of nest-burrow microbiocenoses of swallows (Hirundinidae) in the Voronezh Region. Sovremennye problemy obshhey i prikladnoy parazitologii. Materialy XII nauchno-prakticheskoy konferencii pamyati professora V. A. Romashova. Voronezh, Russia, 1–2 November 2018, 66–71. (in Russian)].
- Якименко В.В., Богданов И.И., Тагильцев А.А. 1991. Членистоногие убежищного комплекса в колониальных поселениях береговой ласточки на территории западной Сибири и восточного Казахстана. Паразитология 25 (1): 39–47. [Jakimenko V.V., Bogdanov I.I., Tagiltcev A.A. 1991. Arthropods of the nest complex in colonies of sand martin in West Siberia and South Kazakhstan. Parazitologiya 25 (1): 39–47. (in Russian)].
- Lindquist E.E., Krantz G.W., Walter D.E. 2009. Chapter 12, Order Mesostigmata. In: Krantz G.W. and Walter D.E. (eds). A manual of acarology. Lubbock, Texas Tech University Press, 124–232.
- 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>

GAMASID MITES IN NESTS OF THE SAND MARTIN  
(*RIPARIA RIPARIA* (LINNAEUS, 1758))  
IN THE TERRITORY OF SARATOV PROVINCE

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

**Key words:** gamasid mites, Gamasina, sand martin, *Riparia riparia*, Saratov Province.

SUMMARY

The paper highlights new data on the species composition of gamasid mites and provides a comparative analysis of species inhabiting nests of the sand martin (*Riparia riparia* (Linnaeus, 1758)) in the Saratov region. A total of 16 species belonging to 12 genera and 8 families were recorded. 8 species of gamasid mites that were not previously recorded in the region were identified: *Geholaspis mandibularis* (Berlese, 1904), *Pachylaelaps per-lucidus* Mašán, 2007, *Ameroseius delicatus* Berlese, 1918, *Aceoseius muricatus* (Koch, 1839), *Protogamasellus mica* (Athias-Henriot, 1961), *Dermanyssus hirundinis* (Hermann, 1804), *Haetogamasus liponyssoides* Ewing, 1925, and *Hypoaspis (Geolaelaps) expolitus* Berlese, 1905.