

СОДЕРЖАНИЕ

Том 56, № 5, 2022

- Новые данные о видовом разнообразии скребней рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) в Красноярском крае 355
К. В. Поляева, Е. И. Михайлова, Ю. К. Чугунова
- Фенотипические особенности экспериментально полученных гибридов двух подвидов *Citellophilus tesquorum* (Siphonaptera, Ceratophyllidae) 373
А. Я. Никитин, Л. П. Базанова
- Палеарктические виды блох рода *Xenopsylla* (Siphonaptera: Pulicidae), паразитирующие на песчанках (*Rhombotus*, *Meriones*), и их роль в природных очагах чумы 385
С. Г. Медведев, Д. Б. Вержуцкий, Б. К. Котти
- Фауна, обилие и инфицированность опасными для человека патогенами иксодовых клещей на острове Попова (Приморский край) 418
А. Я. Никитин, Т. В. Зверева, Ю. А. Вержуцкая, А. В. Ляпунов, Д. М. Рудаков, В. Ю. Колесникова, Н. С. Гордейко, Е. И. Андаев
- Climate, Ticks and Disease. Edited by Pat Nuttall. CABI, United Kingdom, 2022, 592 pp.
Рецензия 429
И. В. Успенский

CONTENTS

Vol. 56, No. 5, 2022

- New data on the species diversity of genus *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) in Krasnoyarsk region 355
K. V. Polyayeva, E. I. Mikhailova, Y. K. Chugunova
- Phenotypic features of experimentally obtained hybrids of two subspecies of *Citellophilus tesquorum* (Siphonaptera: Ceratophyllidae) 373
A. Ya. Nikitin, L. P. Bazanova
- Palaearctic flea species of the genus *Xenopsylla* (Siphonaptera: Pulicidae), parasitizing on gerbils (*Rhombomys*, *Meriones*), and their role in natural plague foci 385
S. G. Medvedev, D. B. Verzhutsky, B. K. Kotti
- Fauna, and abundance of ixodid ticks and their infection of pathogens dangerous for humans on Popov Island (Primorsky krai) 418
A. Ya. Nikitin, T. V. Zvereva, Yu. A. Verzhutskaya, A. V. Lyapunov, D. M. Rudakov, V. Yu. Kolesnikova, N. S. Gordeiko, E. I. Andaev
- Climate, Ticks and Disease. Edited by Pat Nuttall. CABI, United Kingdom, 2022, 592 pp. Review 429
I. V. Uspensky

УДК 571.895.133:597(571)

**НОВЫЕ ДАННЫЕ О ВИДОВОМ РАЗНООБРАЗИИ
СКРЕБНЕЙ РОДА *NEOECHINORHYNCHUS*
(ACANTHOSERPNALES: NEOECHINORHYNCHIDAE)
В КРАСНОЯРСКОМ КРАЕ**

© 2022 г. К. В. Поляева^{a, *}, Е. И. Михайлова^{b, **}, Ю. К. Чугунова^a

^a Красноярский филиал федерального государственного бюджетного научного учреждения
«Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»,
ул. Парижской Коммуны, 33, Красноярск, 660097 Россия

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

*e-mail: glechoma21@gmail.com

**e-mail: emmodus@gmail.com

Поступила в редакцию 29.06.2022 г.

После доработки 11.08.2022 г.

Принята к публикации 15.08.2022 г.

Проведено исследование коллекционных материалов скребней от рыб, обитающих в разнотипных водных объектах (реки, озера, водохранилища) Красноярского края. Скребни рода *Neoechinorhynchus* Namann, 1905 широко распространены в бассейнах рек Енисей, Пясины и Хатанга. Выявлены таксономические признаки, позволяющие установить видовую принадлежность скребней данного рода. В собранных материалах идентифицированы виды *Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984 и *Neoechinorhynchus baueri* Mikhailova et Atrashkevich, 2019, встречающиеся преимущественно в низовьях рек Енисей и Хатанга, а также *Neoechinorhynchus tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949, паразитирующий на рыбах озер плато Путорана и Курейского водохранилища. Три экземпляра скребней *Neoechinorhynchus* sp., найденных у плотвы из небольшого озера Хабалык (Восточный Саян), имеют диагностические признаки, особенности которых не дают возможности отнести этих особей ни к одному из названных выше видов. Дополнительные сборы в этом озере помогут осуществить таксономическое исследование и идентификацию обнаруженного вида. В работе приведены размерные характеристики представленных видов скребней, а также сведения об их встречаемости и численности в исследованных водоемах.

Ключевые слова: *Neoechinorhynchus*, Енисей, Хатанга, Пясины, озера Собачье, Кутарамакан, Хабалык, Курейское водохранилище

DOI: 10.31857/S0031184722050015, **EDN:** FGWEFC

Первые сведения о скребнях, принадлежащих к роду *Neoechinorhynchus* Hamann, 1905, были получены экспедицией ВНИОРХ, работавшей летом 1940 г. на разных участках Енисея от г. Красноярска до низовья. В 15 из 32 исследованных видов рыб зарегистрирован единственный вид *Neoechinorhynchus rutili* (Müller, 1780). Отмечалось, что этим скребнем инвазированы преимущественно сиговые рыбы в нижних участках реки (Бауер, 1948), а также в оз. Таймыр (Бауэр, Грезе, 1948). В более поздних работах *N. rutili* указан для рыб из верховьев Енисея – как лососевых, так и представителей других семейств (Спасский, Ройтман, 1960; Спасский и др., 1965; Гундризер, Титова, 1966). В притоках Енисея *N. rutili* обнаружен у речного гольяна и плотвы из р. Абакан (Лукиянцева, 1972) и окуня из р. Кача (Герман, Вышегородцев, 2004). К этому виду также были отнесены скребни, найденные на севере края у сига в оз. Собачьем (бассейн р. Пясины) (Рудковский, Бочарова, 2007).

Обобщая результаты изучения скребней Ледовитоморской провинции, Бауер (1953) проанализировал таксономические особенности неозхиноринхов, собранных в северных районах, и пришел к выводу, что скребни от сиговых рыб из нижнего течения сибирских рек, в том числе Енисея и Хатанги, а также из оз. Таймыр, принадлежат к американскому виду *Neoechinorhynchus crassus* Van Cleave, 1919, хотя размерные характеристики их вооружения несколько различаются.

После обнаружения в российской Субарктике другого американского вида, *Neoechinorhynchus tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 (Петроченко, 1956), описанного от лососевидных рыб, к нему были отнесены скребни из низовьев Енисея (Бауер, 1959) и из бассейна Хатанги (Лукиянчиков, Черепанов, 1962). В дальнейшем оба названных вида были зарегистрированы в бассейне рек Енисей и Пясины (Трофименко, 1969). Сомнения в валидности *N. tumidus* высказала Скрыбина (1978), проводившая ревизию коллекционных материалов. Итогом этой ревизии явилось включение в «Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР» только двух видов: *N. rutili* и *N. crassus* (Бауер, Скрыбина, 1987). Таким образом, видовой состав скребней рода *Neoechinorhynchus*, распространенных на территории России, не единожды подвергался коррекции, что привело к разночтениям в определении паразитов в разные исторические периоды. Наиболее полные сведения о регистрации видов неозхиноринхов в отечественной литературе собраны в «Каталоге паразитов пресноводных рыб Северной Азии» (Пугачев, 2004).

На современном этапе изучения скребней количество их видов существенно возросло. В настоящее время род *Neoechinorhynchus* является наиболее многочисленным в типе акантоцефалов (Amin, 2013). Как следствие, в таксономии рода потребовалось выявление дополнительных диагностических признаков для уточнения ранее сделанных описаний и разрешения отложенных сомнений. Применение новых молекулярных методов для диагностики позволило разграничить виды-близнецы, морфологические признаки которых мало различаются. На материалах, собранных на Северо-Востоке в бассейне Колымы и на Чукотке, было показано, что скребни, прежде относимые

к *N. rutili*, в действительности принадлежат к описанному в Канаде виду *Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984 (Михайлова и др., 2004). Исследование новых находок из озер Колымского нагорья дало основания восстановить валидность вида *N. tumidus* для фауны России (Михайлова, 2010). Сравнение участков генома, стандартно используемых в молекулярно-генетических работах, от азиатских и североамериканских образцов скребней показало, что вид *N. crassus* в северо-восточной Азии отсутствует (Malyarchuk et al., 2014). При этом в реках региона распространен близкородственный *N. tumidus* вид, в дальнейшем описанный в качестве нового вида *Neoechinorhynchus baueri* Mikhailova et Atrashkevich, 2019. Изучение коллекций, собранных Союзными гельминтологическими экспедициями, дает основания полагать, что на севере Азии наиболее широкое распространение имеют виды *N. salmonis*, *N. baueri* и *N. tumidus* (Михайлова, 2015; Михайлова, Атрашкевич, 2019).

Паразитологические исследования на территории Красноярского края авторы проводили в течение 10 лет. В собранных и ранее опубликованных материалах скребней были идентифицированы как *N. crassus*, *N. rutili* и *N. tumidus* (Герман, Вышегородцев, 2004; Поляева, 2012, 2014а, 2014б, 2015, 2016а, 2016б; Заделенов и др., 2016а, 2016б; Романов и др., 2016, 2019; Поляева, Романов, 2016; Чугунова, 2017; Gavrilov et al., 2019; Поляева и др., 2019).

Новые сведения о таксономическом разнообразии представителей рода *Neoechinorhynchus*, обитающих в северных районах Азии, побудили авторов заново оценить видовой состав скребней рода в собственных сборах и их встречаемость у исследованных рыб Сибири, выловленных в бассейнах рек Енисей, Пясины и Хатанга.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Паразитологический материал, собранный в водных объектах Красноярского края, относящихся к бассейнам рек Енисей, Пясины и Хатанги в период 2010–2020 гг., заново исследован и дополнен новыми сборами скребней (неопубликованные ранее материалы). В гельминтологическом отношении исследованы следующие виды рыб: сиг *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin), валец *Prosopium cylindraceum* (Pallas et Pennant), ряпушка сибирская *Coregonus sardinella* Valenciennes, муксун *Coregonus muksun* (Pallas), тугун *Coregonus tugun* (Pallas), пелядь *Coregonus peled* (Gmelin), хариус *Thymallus arcticus* (Pallas), щука *Esox lucius* L., окунь *Perca fluviatilis* L., плотва сибирская *Rutilus rutilus lacustris* (Pallas), пескарь *Gobio gobio* L.

В реке Енисей сиг и ряпушка, а в реке Хатанга муксун и ряпушка представлены полупроходными формами, которые для нагула могут выходить в дельту реки и морские заливы. Остальные виды хозяев – жилые формы, не совершающие протяженных миграций. Всего исследовано 665 экз. рыб.

Отлов рыб проводился ставными жаберными сетями, а также с использованием невода и крючковых орудий лова. Для извлечения и фиксации гельминтов применялись стандартные методики (Быховская-Павловская, 1985). Изучение скребней проводилось после изготовления как временных, так и постоянных препаратов, окрашенных квасцовым кармином и заключенных

в канадский бальзам. Фотографии и измерения скребней сделаны при помощи микроскопов Carl Zeiss AxioLab Imager D1 и Микромед 3 вар. 3-20.

Для выяснения видовой принадлежности скребней использованы опубликованные в литературе определительные таблицы (Амин, 2013; Атрашкевич и др., 2016). Для количественной характеристики инвазии скребней использованы общепринятые показатели: экстенсивность инвазии (ЭИ), интенсивность инвазии (ИИ), индекс обилия (ИО). Размерные характеристики морфометрических признаков, приведенные в таблицах, содержат диапазон разброса значений и величину среднего значения в выборке с ошибкой репрезентативности.

Ниже приведены описания районов исследования и карта-схема с указанием пунктов сбора материала (рис. 1).

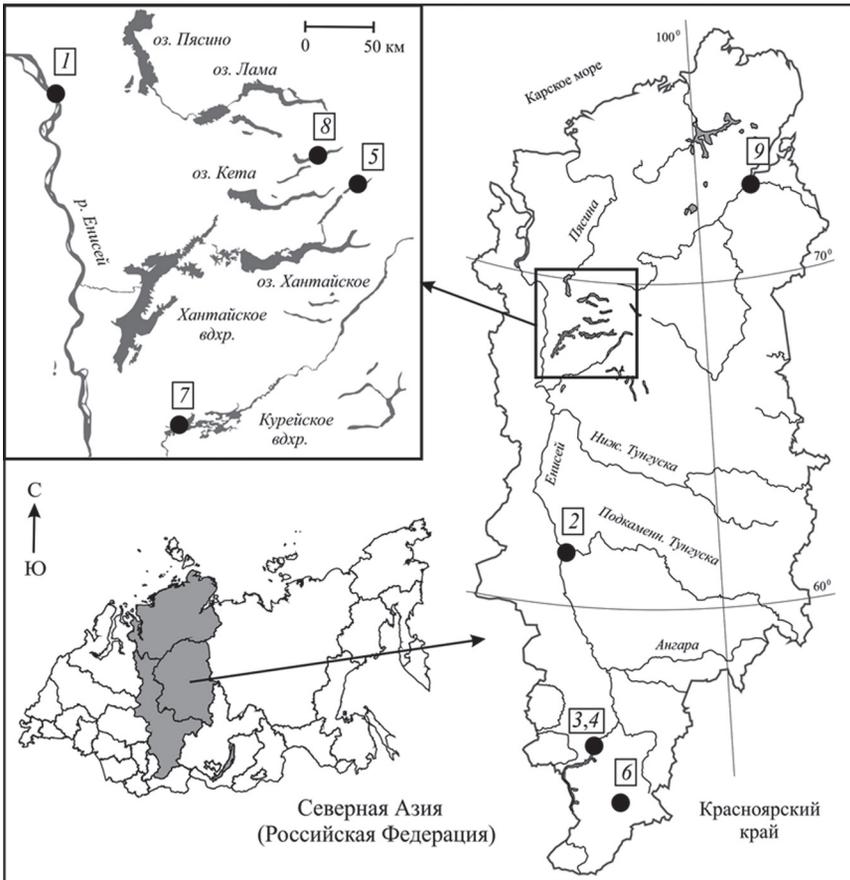


Рисунок 1. Карта-схема районов исследования: 1 – р. Енисей (р-н г. Дудинка); 2 – р. Енисей (р-н с. Ярцево); 3, 4 – р. Кача, Базаиха (черта г. Красноярска); 5 – оз. Кутарамакан; 6 – оз. Хабалык; 7 – Курейское водохранилище; 8 – оз. Собачье; 9 – р. Хатанга.

Figure 1. Sketch map of the study areas:

1 – Yenisei River (Dudinka area); 2 – Yenisei River (Yartsevo area); 3, 4 – Kacha River and Bazaikha River (Krasnoyarsk area); 5 – Kutaramakan lake; 6 – Khabalyk lake; 7 – Kureika reservoir; 8 – Sobachye lake; 9 – Khatanga River.

Река Енисей образуется слиянием Большого (Бий-Хем) и Малого (Каа-Хем) Енисея; длина реки от места слияния до впадения в Карское море составляет 3487 км. Беря начало в горных районах, Енисей в меридиональном направлении пересекает все ландшафтно-климатические зоны Сибири. Вследствие большого уклона русла для Енисея характерны высокие скорости течения, особенно на верхних участках, и только в низовье течение замедляется до 0.54 м/с. Верхний Енисей, имеющий характер горной реки с каменисто-галечными грунтами, охватывает участок около 600 км от истока до Красноярского водохранилища. В Среднем Енисее – участке русла от водохранилища до устья р. Ангары – появляются песчаные наносы, а на участке Нижнего Енисея от р. Ангары до п. Усть-Порт преобладают песчаные и песчано-илистые грунты. В зависимости от характера водотока и грунтов на протяжении реки изменяются соотношение доминирующих групп беспозвоночных и продуктивность населенных ими биотопов. От верховьев к устью в зообентосе происходит постепенное замещение литореофильного комплекса псаммо-пелофильным. Наиболее богатым по составу и численности является бентос на иловых отложениях (Карабаев, 1967; Вышегородцев, Заделенов, 2013).

Река Хатанга, длиной 227 км, образована слиянием рек Хеты и Котуя. Хатанга целиком протекает по Северо-Сибирской низменности, русло реки имеет равнинный характер. В районе сбора материала у с. Хатанга скорость течения низка: составляет 0.2–0.4 м/с летом и всего 0.03–0.06 м/с в зимний период. Грунты представлены заиленными песками, на которых развивается богатая фауна беспозвоночных различных систематических групп (Лукьянчиков, 1967).

Озера Собачье (бассейн р. Пясины) и Кутарамакан (бассейн р. Енисей) имеют площадь 99 и 93 км², соответственно, и расположены в северо-западной части Среднесибирского плоскогорья, на плато Путорана. Оба озера имеют ледниково-тектоническое происхождение, их глубина достигает 100–250 м. Термический режим определяется географическим положением: летние температуры у поверхности колеблются в пределах 6.5–10.2°C (Богданов, 1985). В целом, озера классифицируются как ультраолиготрофные, при этом на некоторых участках трофность в оз. Собачьем может повышаться до следующего уровня (Zadelenov et al., 2017).

Курейское водохранилище, верхний бьеф которого вдаётся в плато Путорана, образовано на р. Курейке (правый приток Енисея) в 1987–1989 гг. Это водоем каньонного типа длиной 170 км, площадь водного зеркала 558 км². Зообентос водохранилища развит слабо, особенно в низовье водоема, что обусловлено отсутствием подходящего субстрата, промерзанием и обсыханием наиболее продуктивных мелководных участков в результате зимней сработки уровня (Вышегородцев, Заделенов, 2013). Суровые климатические условия Заполярья (низкие температуры воды в течение всего года) и короткий вегетационный период определяют слабую биологическую продуктивность озер Собачье, Кутарамакан и Курейского водохранилища.

Озеро Хабалык (Хайбалык) находится на юге Красноярского края в междуречье рек Казыра и Кизира на высоте 500 м над ур. м. Озеро типично таежное, площадью 34.5 га, обладающие глубины 3.0–3.5 м, средняя температура воды у поверхности в июле составляет 19.7–20.5°C. Прибрежные участки каменисто-галечные и песчаные, дно центральной части озера сложено преимущественно илистыми грунтами. Зообентос представлен личинками насекомых, главным образом хаоборидами (Волкова и др., 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам повторного исследования коллекции червей, собранной в пределах Красноярского края, скребни, принадлежащие к роду *Neoechinorhynchus*, были отнесены к видам *N. salmonis*, *N. baueri*, *N. tumidus* и *Neoechinorhynchus* sp.

Идентификация *N. salmonis* в сборах, в первую очередь, базируется на определении соотношения размеров хоботковых крючьев в разных рядах. Вооружение изученных особей состоит из хоботковых крючьев, размер которых последовательно уменьшается от верхнего крючка к нижнему в каждом из шести спиральных рядов (табл. 1; рис. 2а), что соответствует вооружению хоботка группы скребней, в которую вместе с *N. salmonis* входит *N. rutili* (Amin, 2002). К морфологическим особенностям *N. salmonis*, которые при описании нового вида Чинг (Ching, 1984) использовала для разграничения с *N. rutili*, относятся строение вагины с замыкающим дисковидным сфинктером (рис. 2в), а также форма и размер зрелых яиц (рис. 2б). Эти особенности были подробно рассмотрены в сообщении о первом обнаружении вида на территории России (Михайлова и др., 2004). Такие же морфологические признаки (рис. 2а–2в) выявлены нами у особей скребней, полученных от сиговых рыб из рек Енисея и Хатанги, а также от окуня из р. Качи и пескаря из р. Базаихи.

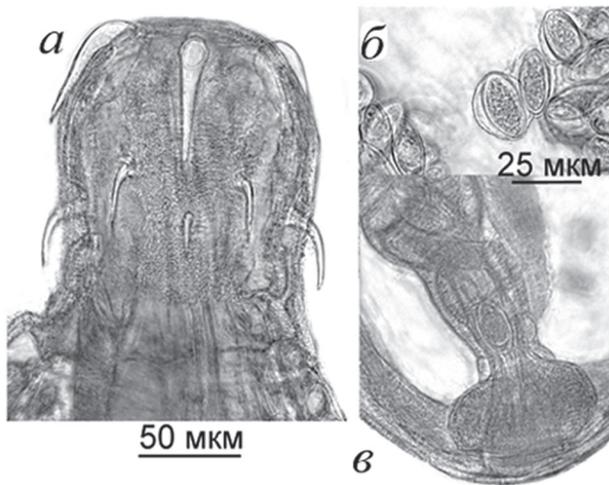


Рисунок 2. Хоботок, яйца и нижний участок яйцевыводящего протока *Neoechinorhynchus salmonis* из разных местообитаний: а – хоботок самки от ряпушки (р. Енисей), б – в центре зрелое яйцо с наружными оболочками, в – вагина и половое отверстие со сфинктером самки от пеляди (р. Хатанга).

Figure 2. Proboscis (а), ripe eggs (б) and vagina with vaginal sphincter (в) of *Neoechinorhynchus salmonis* from different localities: а – females proboscis from least cisco (the Yenisei river), б – mature egg with outer shells in the center, в – vagina and genital pore with the sphincter of a female from *Coregonus peled* (the Khatanga river).

Таблица 1. Значения размерных диагностических признаков (мкм) у *Neoechinorhynchus salmons* от рыб из рек Енисей и Хатанга
Table 1. Values of morphometric diagnostic characters (μm) of *Neoechinorhynchus salmons* from the Yenisey and Khatanga rivers

Пол особей	N	Хоботок		Длина крючьев			Размер яиц	
		Длина	Ширина	Апикальных	Медианных	Базальных	Длина	Ширина
Самцы	4	110–120 (116 ± 2.2)	88–120 (109 ± 7.1)	54–66 (58 ± 1.7)	30–42 (35 ± 1.2)	20–28 (25 ± 0.9)	–	–
Самки	13	120–140 (129 ± 2.1)	110–140 (119 ± 2.6)	58–74 (66 ± 0.8)	28–44 (37 ± 0.6)	22–34 (26 ± 0.5)	26 ± 0.3	17 ± 0.2

Примечания. N – количество экземпляров.

N – number of specimens.

Таблица 2. Значения размерных диагностических признаков (мкм) у *Neoechinorhynchus baueri* от рыб из рек Енисей и Хатанга
Table 2. Values of morphometric diagnostic characters (μm) of *Neoechinorhynchus baueri* from the Yenisey and Khatanga rivers

Пол особей	N	Хоботок		Длина крючьев			Размер яиц	
		Длина	Ширина	Апикальных	Медианных	Базальных	Длина	Ширина
Самцы	13	138–178 (144 ± 4.0)	180–208 (177 ± 4.0)	60–80 (69 ± 1.0)	63–74 (67 ± 0.7)	43–60 (45 ± 0.7)	–	–
Самки	14	130–180 (154 ± 4.1)	172–224 (200 ± 3.6)	68–90 (74 ± 0.8)	58–78 (71 ± 0.9)	40–56 (47 ± 0.7)	40 ± 0.3	25 ± 0.2

Примечания. N – количество экземпляров.

N – number of specimens.

Таблица 3. Значения размерных диагностических признаков (мкм) у *Neoechinorhynchus tumidus* от рыб из озер Кутарамакан, Собачье и Курейского водохранилища

Table 3. Values of morphometric diagnostic characters (μm) of *Neoechinorhynchus tumidus* from the lakes Kutaramakan and Sobachje and Kurejka reservoir

Пол особей	N	Хоботок		Длина крючьев			Размер яиц	
		Длина	Ширина	Апикальных	Медианных	Базальных	Длина	Ширина
Самцы	35	123–150 (133 ± 2.1)	134–190 (165 ± 4.0)	58–76 (64 ± 0.9)	50–70 (64 ± 0.8)	36–48 (43 ± 0.7)	–	–
Самки	29	120–160 (142 ± 3.7)	132–218 (179 ± 6.3)	60–78 (69 ± 0.8)	57–77 (68 ± 0.8)	30–52 (45 ± 1.1)	45 ± 0.2	30 ± 0.2

Примечания. N – количество экземпляров.

N – number of specimens.

Общие размеры взрослых особей (длина тела взрослых самцов 2.2–4.0 мм; зрелых самок 3.7–5.4 мм) и значения морфометрических признаков (табл. 1) соответствуют по параметрам особям из изученных популяций формы *N. salmonis*, обитающей в субарктических районах Северо-Востока России (Mikhailova, 2013).

В отличие от *N. salmonis*, характерными чертами видов *N. baueri* и *N. tumidus* являются более крупный хоботок, сходство по размеру хоботковых крючьев в двух верхних рядах, а также иная форма и более крупные размеры зрелых яиц (табл. 2, 3). Скребень *N. baueri* присутствует во всех исследованных видах хозяев из рек Енисей и Хатанги. Вид *N. tumidus* идентифицирован у рыб, отловленных в озерах Кутарамакан, Собачье и в Курейском водохранилище.

Основным морфологическим признаком, который отличает *N. baueri* от *N. tumidus*, является форма корней апикальных и медианных хоботковых крючьев: для *N. baueri* характерны более мощные корни с передними выростами. Это морфологическое различие демонстрируют фотографии экземпляров этих видов, присутствующих в нашем материале. На рис. 3а, 3б изображены крючки *N. baueri* верхнего и среднего рядов, соответственно, корни которых заходят выше основания острия этих крючков (рис. 3в). Аналогичные крючья *N. tumidus* (рис. 4а–4в) не снабжены подобными выростами.

Кроме того, имеется разница в строении яиц этих двух видов, отмеченная при описании *N. baueri* (Михайлова, Атрашкевич, 2019). Пространство между тонкими наружными оболочками и кератиновой внутренней оболочкой у полностью сформированных яиц *N. tumidus* (рис. 4г, 4д) шире, чем у *N. baueri* (рис. 3г, 3д), что определяет различие в размерах зрелых яиц этих видов скребней (табл. 2, 3).

В оз. Хабалык (53°45' с.ш., 94°02' в.д.) в июле 2013 г. было выловлено 15 экз. плотвы, три из которых были заражены скребнями, принадлежащими к роду *Neoechinorhynchus*. Всего было обнаружено 3 экз. скребней. Их видовая принадлежность остается пока неясной, поскольку имеются признаки, которые не позволяют отнести эти экземпляры ни к одному из перечисленных выше видов. По характеру вооружения эти скребни определенно отличаются от *N. baueri* и *N. tumidus*, но сходны с *N. rutili* и *N. salmonis*. Все имеющиеся экземпляры представлены взрослыми самками (сохранность материала не одинакова; в кратком описании приведены промеры структур и органов подходящего качества). Скребни имеют тело длиной около 7.0 мм. В тегументе присутствуют 2–3 ядра на дорсальной стороне и 1 ядро на вентральной. Хоботок маленький, длиной 90 мкм и шириной 120 мкм, загнут на вентральную сторону. Длина шейки превышает длину хоботка и составляет 130 мкм. Апикальные хоботковые крючья достигают длины 100 мкм, длина медианных и базальных крючков 37 и 30 мкм, соответственно. Лемниски несколько различаются по длине, их размер 2.45×0.17 мм и 3.09×0.19 мм. Половое отверстие с небольшим сфинктером расположено терминально. В полости тела самок находятся развивающиеся яйца, размер наиболее полно сформированных яиц 40×20 мкм.

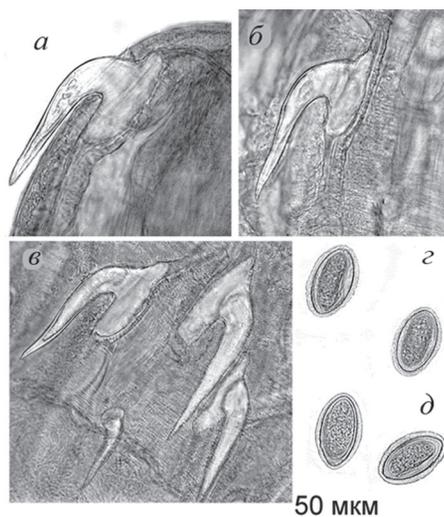


Рисунок 3. Апикальные, медианные крючья и зрелые яйца *Neoechinorhynchus baueri* от разных хозяев из разных местообитаний: *a* – апикальный крючок; *б* – медианный крючок (тугун, р. Хатанга); *в* – участок хоботка с апикальным, медианными и базальным крючками (сиг, р. Енисей); *з* – зрелые яйца (тугун, р. Хатанга); *д* – зрелые яйца (сиг, р. Енисей).

Figure 3. Anterior and middle proboscis hooks (*a–в*) and ripe eggs (*з, д*) of *Neoechinorhynchus baueri* from different hosts and different localities: *a* – apical proboscis hook; *б* – median proboscis hook (*Coregonus tugun*, Khatanga River); *в* – section of proboscis with apical, median and basal hooks (*Coregonus lavaretus*, Yenisei River); *з* – mature eggs (*Coregonus tugun*, Khatanga River); *д* – mature eggs (*Coregonus lavaretus*, Yenisei River).

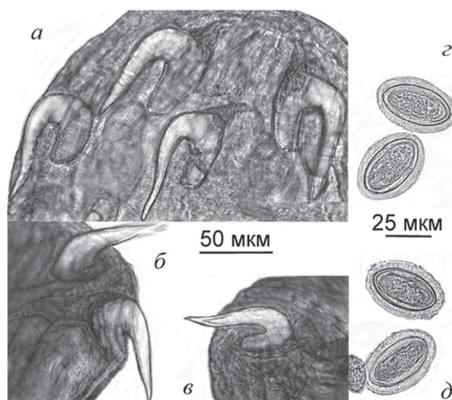


Рисунок 4. Апикальные, медианные крючья и зрелые яйца *Neoechinorhynchus tumidus* от вальков из разных местообитаний: *a* – участок хоботка с апикальными и медианными крючками (оз. Кутарамакан), *б* – апикальные крючки на хоботке в процессе инвагинации, *в* – медианный крючок (Курейское водохранилище), *з* – зрелые яйца (оз. Кутарамакан), *д* – зрелые яйца (Курейское водохранилище).

Figure 4. Anterior and middle proboscis hooks (*a–в*) and ripe eggs (*з, д*) of *Neoechinorhynchus tumidus* from round whitefishes from different localities: *a* – section of proboscis with apical and median hooks (Kutaramakan lake), *б* – apical proboscis hooks during invagination, *в* – median proboscis hook (Kureika reservoir), *з* – mature eggs (Kutaramakan lake), *д* – mature eggs (Kureika reservoir).

Показатели зараженности дефинитивных хозяев выявленными видами скребней представлены в табл. 4.

Таблица 4. Показатели зараженности исследованных видов рыб скребнями рода *Neoechinorhynchus*

Table 4. Indicators of infection of the studied fish species with acanthocephalans of the genus *Neoechinorhynchus*

Вид рыбы	N	<i>N. salmonis</i>			<i>N. tumidus</i>			<i>N. baueri</i>		
		ЭИ%	ИИ	ИО	ЭИ%	ИИ	ИО	ЭИ%	ИИ	ИО
р. Енисей (низовья, район г. Дудинка)										
Сиг	105	2.9	1–3	0.05	–	–	–	17.4	1–5	0.41
Ряпушка	155	14.8	1–16	0.39	–	–	–	3.9	1–3	0.06
Пелядь	15	46.7	1–20	2.87	–	–	–	33.3	1–26	4.07
Тугун	30	20.0	1–2	0.24	–	–	–	12.0	– (1)	0.12
р. Енисей (среднее течение, притоки рек Кача, Базаиха, черта г. Красноярск)										
Окунь	14	7.1	– (1,0)	0.07	–	–	–	–	–	–
Пескарь	8	12.5	– (1,0)	0.12	–	–	–	–	–	–
р. Хатанга										
Хариус	2	–	–	–	2 из 2	2.5	2.5	1 из 2	– (21)	10.5
Сиг	30	3.3	– (6)	0.2	–	–	–	66.6	1–18	4.26
Ряпушка	30	3.3	– (1)	0.03	–	–	–	–	–	–
Пелядь	12	8.3	– (1)	0.08	–	–	–	25.0	1–27	1.16
Тугун	45	11.1	1–4	0.24	–	–	–	75.5	1–34	3.6
Муксун	30	–	–	–	–	–	–	3.3	– (2)	0.06
Щука	30	–	–	–	–	–	–	33.3	1–7	0.93
оз. Кутарамакан										
Сиг	25	–	–	–	36.0	2–34	4.28	–	–	–
Валек	13	–	–	–	61.5	1–21	3.85	–	–	–
Щука	12	–	–	–	–	–	–	16.7	– (1,0)	0.17
оз. Собачье										
Сиг	15	–	–	–	53.3	1–9	1.73	–	–	–
Валек	18	–	–	–	11.1	1–5	0.33	–	–	–
Курейское водохранилище										
Валек	11	–	–	–	54.5	3–52	10.8	–	–	–
Пелядь	5	–	–	–	1 из 5	– (16)	3.2	–	–	–
Окунь	30	–	–	–	3.3	– 1 (1)	0.03	–	–	–
Плотва	30	–	–	–	3.3	– 1 (1)	0.03	–	–	–

Примечания. N – количество экземпляров.

N – number of specimens.

Результаты нового таксономического исследования неоэхиноринхов, собранных в Красноярском крае, показали, что в их число входят виды, широко распространенные на Северо-Востоке России; кроме того, биотопическое распределение этих видов согласуется с ранее выявленными закономерностями (Михайлова, 2015; Михайлова, Атрашкевич 2019).

Присутствие видов *N. salmonis* и *N. baueri* в нижних участках русел рек Енисея и Хатанги соответствует данным, имеющимся в работах Бауера (1948, 1953), а также сведениям о распространении этих видов на Чукотке и Колыме (Атрашкевич и др., 2016; Михайлова, Атрашкевич 2019).

Известно, что промежуточными хозяевами *N. salmonis* служат плавающие остракоды *Cypria kolymensis* Akatova, обитающие в водоемах разного типа, в том числе в старицах и речных протоках со слабым течением (Михайлова и др., 2004). В первую очередь этим видом скребней заражаются планктоноядные рыбы. Очевидно, что очаги инвазии *N. salmonis* существуют в пойменных водоемах Енисея, в которые заходят пелядь и тугун: их зараженность в изученных выборках наиболее высока (табл. 4).

Заражение полупроходной ряпушки возможно происходит на нагуле – в определенных участках дельты и губы Енисея. В представленных выборках самые высокие показатели инвазии демонстрирует пелядь, что характерно для этого вида хозяев и соответствует данным авторов, работавших в низовье Енисея в прошлом (Бауер, 1948; Трофименко, 1969). При этом показатели инвазии *N. salmonis*, полученные для рыб из р. Хатанги, существенно ниже. Вероятнее всего, это свидетельствует об отсутствии подходящих гидрогеологических условий для стабильного существования очага заражения на участках, где обитали отловленные рыбы. В реках Кача и Базаиха, относящихся к бассейну р. Енисея (в черте г. Красноярска), отмечены единичные находки скребня *N. salmonis* в плотве и окуне. Так же немногочислен этот вид в бассейне Верхней Колымы, где он, кроме ряда лососевидных рыб, в качестве дефинитивных хозяев, использует и плотву, и окуня (Никишин, Леонов, 2000; Михайлова и др., 2004).

Промежуточными хозяевами *N. baueri* могут служить несколько широко распространенных видов остракод рода *Candona* Baird (Михайлова, 2018). Характерный для равнинных участков русла тип биотопа, в котором численность ракушковых раков высока и где циркулирует инвазия скребня, описан в низовье р. Чаун на Чукотке (Михайлова, Атрашкевич 2019). В низовьях Оби и Енисея были выявлены комплексы пресноводных остракод (в их числе несколько видов рода *Candona*), известные как в ископаемом, так и в современном состоянии (Stepanova et al., 2007; Степанова и др., 2010). Очевидно, условия для образования очагов инвазии *N. baueri* складываются в биоценозах, существующих на илисто-песчаных грунтах в низовьях исследованных

в Красноярском крае рек. Согласно полученным нами результатам (табл. 4), в нижних участках Енисея и Хатанги этим видом в различной степени заражены все виды пойманных рыб – как полупроходные, так и жилые формы.

Поскольку в бассейне р. Енисея (верховья) скребень не выявлен, можно полагать, что основные очаги инвазии *N. baueri* располагаются в его нижнем течении. В р. Хатанге муксун и ряпушка, представленные в исследовании полупроходными формами, имеют достаточно высокие показатели зараженности, что также свидетельствует о приуроченности очагов к низовьям реки.

Скребень *N. tumidus*, так же как на Северо-Востоке и в Забайкалье (Михайлова, 2020), обнаружен в озерных водоемах. Результаты ранее проведенных экспериментальных работ показали, что личиночное развитие этого скребня не проходит в остракодах, которые присутствуют в его местообитаниях и которых может использовать для развития близкородственный вид *N. baueri* (Михайлова, 2018).

Поскольку в олиготрофных озерах значительная часть кормовой базы рыб представлена зоопланктоном, было высказано предположение, что промежуточные хозяева могут принадлежать к группе веслоногих раков. К тому же только представители этой группы, помимо ракушковых раков, известны в качестве промежуточных хозяев неоэхиноринхид. При этом основными дефинитивными хозяевами в обследованных водоемах оказались сиг и валец (табл. 4), относящиеся к экологической группе бентофагов. В настоящее время еще не имеется подробных сведений о питании этих видов рыб в озерах плато Путорана и возможных сезонных изменениях состава их кормовых объектов. Однако можно не сомневаться, что в пище сига, обитающего в оз. Собачьем, присутствуют копеподы, поскольку в выборке сигов из этого озера обнаружена инвазия нескольких видов цестод (Поляева, Романов, 2016), личиночные стадии которых связаны именно с этой группой раков. Все же до тех пор, пока не найден истинный промежуточный хозяин скребня, экологическая схема заражения этим гельминтом остается неясной.

Особый интерес представляет обнаружение скребней рода *Neoechinorhynchus* в оз. Хабалык. Они имеют вооружение хоботка, сходное с вооружением типового вида, *N. rutili*, но видовая принадлежность этих скребней пока не установлена, поскольку найденные особи обладают выделяющими их особенностями. Выше было отмечено, что по характеру вооружения эти скребней отличаются от видов *N. baueri* и *N. tumidus*, но сходны с видами *N. rutili* и *N. salmonis*. Однако апикальные крючки найденных особей достигают длины 100 мкм, что существенно превышает размер таких крючьев как у всех идентифицированных в материале видов, так и у *N. rutili*, согласно его обобщенному описанию (Arai, 1989). Яйца, присутствующие в полости тела самок *Neoechinorhynchus* sp., имеют форму вытянутого эллипса и размеры до 40 × 20 мкм, что не совпадает с параметрами яиц *N. salmonis*.

Ранее в водоемах горных районов юга Красноярского края, Тывы и соседней Монголии советскими гельминтологами были зарегистрированы находки неозхиноринхов, отнесенных к виду *N. rutili* (Пугачев, 2004). По нашему мнению, названный вид является сборным и его находки, в особенности, сделанные в изолированных популяциях, требуют внимательного изучения. Можно предположить, что в оз. Хабалык, расположенном в предгорьях Восточного Саяна, может быть обнаружен новый вид скребня из рода *Neoechinorhynchus*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Н.О. Яблокова (Красноярский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («НИИЭРВ»)) за создание карты; д.б.н. В.И. Романова (ТГУ), сотрудников Красноярского филиала ФГБНУ «ВНИРО» Д.А. Криволицкого, А.В. Клундука и Ю.В. Будина за помощь в сборе материала. Авторы выражают благодарность администрации ФГБУ «Заповедники Таймыра» за возможность провести исследования в районе оз. Собачье и Кутарамакан и помощь со стороны сотрудников заповедника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аtrashkevich G.I., Mihajlova E.I., Orlovskaya O.M., Pospekhov V.V. 2016. Биоразнообразие скребней рыб пресных вод Азиатской Субарктики. Паразитология 50 (4): 263–290. [Atrashkevich G.I., Mihajlova E.I., Orlovskaya O.M., Pospekhov V.V. 2016. Bioraznoobrazie skrebnej ryb presnyh vod Aziatskoj Subarktiki. Parazitologiya 50 (4): 263–290. (In Russian)].
- Бауер О.Н. 1948. Паразиты рыб реки Енисей. Известия ВНИИОРХ 27: 97–173. [Bauer O.N. 1948. Parazity ryb reki Yeniseya. Izvestiya VNIORH 27: 97–173. (In Russian)].
- Бауер О.Н. 1953. Скребни рыб ледовитоморской провинции, их распространение и рыбохозяйственное значение. Труды Барабинского отделения ВНИИОРХ 6 (2): 31–51. [Bauer O.N. 1953. Skrebni ryb ledovitomorskoj provincii, ih rasprostranenie i rybohozyajstvennoe znachenie. Trudy Barabinskogo otdeleniya VNIORH 6 (2): 31–51. (In Russian)].
- Бауер О.Н. 1959. Экология паразитов пресноводных рыб. Известия ГосНИИОРХ 49: 5–206. [Bauer O.N. 1959. Ekologiya parazitov presnovodnyh ryb. Izvestiya GosNIORH 49: 5–206. (In Russian)].
- Бауер О.Н., Грезе В.Н. 1948. Паразиты рыб озера Таймыр. Известия ВНИИОРХ 27: 186–194. [Bauer O.N., Greze V.N. 1948. Parazity ryb ozera Tajmyr. Izvestiya VNIORH 27: 186–194. (In Russian)].
- Бауер О.Н., Скрябина Е.С. 1987. Тип скребни – Acanthocephales. В кн.: Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3, Л., Наука, 311–339. [Bauer O.N., Skryabina E.S. 1987. Tip skrebni – Acanthocephales. In: Opredelitel' parazitov presnovodnyh ryb fauny SSSR. T. 3, L., Nauka, 311–339. (In Russian)].
- Богданов А.Л. 1985. История изучения, морфометрия и гидрология озер. В кн.: География озер Таймыра. Л., Наука, 184–193. [Bogdanov A.L. 1985. Istoriya izucheniya, morfometriya i gidrologiya ozer. In: Geografiya ozer Tajmyra. L., Nauka, 184–193. (In Russian)].
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л., Наука, 121 [Byhovskaja-Pavlovskaja I.E. 1985. Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniju. L., Nauka, 121 pp. (In Russian)].
- Волкова Н.И., Крючкова Г.Н., Михалева Т.В., Поляева К.В., Шарыпов Р.С. 2017. Биологическая продуктивность озера Хабалык и его рыбохозяйственное использование. Вестник рыбохозяйственной науки 4 (3): 27–36. [Volkova N.I., Kryuchkova G.N., Mihaleva T.V., Polyeva K.V., Sharypov R.S. 2017. Biologicheskaya produktivnost' ozera Habalyk i ego rybohozyajstvennoe ispol'zovanie. Vestnik rybohozyajstvennoj nauki 4 (3): 27–36. (In Russian)].

- Вышегородцев А.А., Заделенов В.А. 2013. Промысловые рыбы Енисея. Красноярск, Сибирский федеральный университет, 303 с. [Vyshegorodcev A.A., Zadelenov V.A. 2013. Promyslovye ryby Yeniseya. Krasnoyarsk, Sibirskij federal'nyj universitet, 303 s. (In Russian)].
- Герман Ю.К., Вышегородцев А.А. 2004. Паразитофауна рыб реки Кача. Вестник Красноярского Государственного Университета 7: 72–76. [German Yu.K., Vyshegorodcev A.A. 2004. Parazitofauna ryb reki Kacha. Vestnik Krasnoyarskogo Gosudarstvennogo Universiteta 7: 72–76. (In Russian)].
- Гундризер А.Н., Титова С.Д. 1966. Паразиты промысловых рыб Тувинской АССР и динамика их численности. Материалы к III совещанию зоологов Сибири. Томск, Издательство ТГУ, 51–52. [Gundrizer A.N., Titova S.D. 1966. Parazity promyslovyh ryb Tuvinskoj ASSR i dinamika ih chislennosti. Materialy k III soveshchaniyu zoologov Sibiri. Tomsk. Izdatel'stvo TGU, 51–52. (In Russian)].
- Заделенов В.А., Поляева К.В., Чугунова Ю.К. 2016а. Ихтиофауна и паразитофауна озера Собачье (Путоранский заповедник). Научные исследования в заповедниках и национальных парках России: Тезисы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 25-летию юбилею биосферного резервата ЮНЕСКО «Национальный парк «Водлозерский». Петрозаводск, 78–79. [Zadelenov V.A., Polyayeva K.V., Chugunova Yu.K. 2016a. Ihtiofauna i parazitofauna ozera Sobach'e (Putoranskij zapovednik). Nauchnye issledovaniya v zapovednikah i nacional'nyh parkah Rossii: Tezisy Vserossijskoj nauchno-prakticheskoj konferencii s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashchennoj 25-letnemu yubileyu biosfernogo rezervata YuNESKO «Nacional'nyj park «Vodlozerskij». Petrozavodsk, 78–79. (In Russian)].
- Заделенов В.А., Поляева К.В., Шадрин Е.Н., Матасов В.В., Романов В.И., Никулина Ю.С. 2016б. Валец *Prosopium cylindraceum* некоторых озер плато Путорана. Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования: материалы Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 85-летию со дня основания кафедры ихтиологии и гидробиологии ТГУ. Томск, 59–63. [Zadelenov V.A., Polyayeva K.V., Shadrin E.N., Matasov V.V., Romanov V.I., Nikulina Yu.S. 2016b. Valec *Prosopium cylindraceum* nekotoryh ozer plato Putorana. Vodnye ekosistemy Sibiri i perspektivy ih ispol'zovaniya: materialy Vserossijskoj konferencii s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashchennoj 85-letiyu so dnya osnovaniya kafedry ihtologii i gidrobiologii TGU. Tomsk, 59–63. (In Russian)].
- Карабаев Г.С. (ред.). 1967. Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Т. 16. Ангаро-Енисейский район. Вып. 1. Енисей. Л., Гидрометеиздат, 823 с. [Karabaev G.S. (ed.). 1967. Resursy poverhnostnyh vod SSSR. Gidrologicheskaya izuchennost'. Vol. 16. Angaro-Yenisejskij rajon. Issue 1. Yenisey. L., Gidrometeoizdat, 823 pp. (In Russian)].
- Лукьянцева Е.Н. 1972. Паразитофауна рыб Минусинских озер – фауна, экология, зоогеография. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 17 с. [Luk'yanceva E.N. 1972. Parazitofauna ryb Minusinskih ozer – fauna, ekologiya, zoogeografiya. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Tomsk, 17 pp. (In Russian)].
- Лукьянчиков Ф.В. 1967. Рыбы системы реки Хатанги. Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири. Труды КО СибНИИРХ. Т. 9. Красноярск, 11–93. [Luk'yanchikov F.V. 1967. Ryby sistemy reki Khatangi. Ryby i kormovye resursy bassejnov rek i vodohranilishch Vostochnoj Sibiri. Trudy KO SibNIIRH. T. 9. Krasnoyarsk, 11–93. (In Russian)].
- Лукьянчиков Ф.В., Черепанов В.В. 1962. Паразиты рыб бассейна р. Хатанги. Известия Восточносибирского географического общества СССР 60: 67–80. [Luk'yanchikov F.V., Cherepanov V.V. 1962. Parazity ryb bassejna r. Khatangi. Izvestiya Vostochnosibirskogo geograficheskogo obshchestva SSSR 60: 67–80. (In Russian)].
- Михайлова Е.И., Атрашкевич Г.И., Казаков Б.Е. 2004. Проблемы изучения скребней рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) в России и первообнаружение *N. salmonis* Ching, 1984 в Палеарктике. Труды Института паразитологии 44 (Успехи общей паразитологии). М., Наука, 211–220. [Mikhailova E.I., Atrashkevich G.I., Kazakov B.E. 2004. Problemy izucheniya skrebnej roda *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) v Rossii i первоobnaruzhenie *N. salmonis* Ching, 1984 в Палеарктике. Труды Института паразитологии 44 (Успехи общей паразитологии). М., Наука, 211–220. (In Russian)].

- v Palearktike. Trudy Instituta parazitologii 44 (Uspekhi obshchej parazitologii). M., Nauka, 211–220. (In Russian)].
- Михайлова Е.И. 2010. О значении признака, предложенного В.Я. Трофименко для разграничения видов *Neoechinorhynchus crassus* Van Cleave, 1919 и *N. tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae). Труды Центра паразитологии ИПЭЭ РАН 46. М., Наука, 146–153. [Mikhailova E.I. 2010. O znachenii priznaka, predlozhenno V.Ya. Trofimenko dlya razgranicheniya vidov *Neoechinorhynchus crassus* Van Cleave, 1919 i *N. tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae). Trudy Centra parazitologii IPEE RAN 46. M., Nauka, 146–153. (In Russian)].
- Михайлова Е.И. 2015. Скребни рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) северо-восточной Азии (таксономия, зоогеография, экология). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 22 с. [Mikhailova E.I. 2015. Skrebni roda *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) severo-vostochnoj Azii (taksonomiya, zoogeografiya, ekologiya). Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. SPb., 22 pp. (In Russian)].
- Михайлова Е.И. 2018. Новые данные о циклах развития близких видов скребней *Neoechinorhynchus tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 и *N. baueri* n. sp. (Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) на северо-востоке Азии. VI съезд Паразитологического общества: Международная конференция «Современная паразитология – основные тренды и вызовы», 15–19 октября 2018 г. СПб. 162. [Mikhailova E.I. 2018. Novye dannye o tsiklakh razvitiya blizkikh vidov skrebnej *Neoechinorhynchus tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 i *N. baueri* n. sp. (Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) na severo-vostoke Azii. VI s'ezd Parazitologicheskogo obshchestva: Mezhdunarodnaya konferenciya «Sovremennaya parazitologiya – osnovnyye trendy i vyzovyy», 15–19 oktyabrya 2018. Saint Petersburg, 162. (In Russian)].
- Михайлова Е.И., Аtrashkevich Г.И. 2019. *Neoechinorhynchus baueri* sp.n (Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) – паразит пресноводных рыб Северной Азии. Паразитология 53 (1): 40–53. [Mikhailova E.I., Atrashkevich G.I. 2019. *Neoechinorhynchus baueri* sp. n (Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) – parazit presnovodnyh ryb Severnoj Azii. Parazitologiya 53 (1): 40–53. (In Russian)].
- Михайлова Е.И. 2020. О распространении скребня *Neoechinorhynchus tumidus* (Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) в Северной Азии. Паразитология 54 (4): 298–311. [Mikhailova E.I. 2020. O rasprostraneniі skrebnya *Neoechinorhynchus tumidus* (Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) v Severnoj Azii. Parazitologiya 54 (4): 298–311. (In Russian)].
- Никишин В.П., Леонов С.А. (2000). Гельминты промысловых рыб бассейна Буюнды. Магадан, СВНЦ ДВО РАН, 78 с. [Nikishin V.P., Leonov S.A. (2000). Gel'minty promyslovyh ryb bassejna Buyundy. Magadan, SVNC DVO RAN, 78 pp. (In Russian)].
- Петроченко В.И. 1956. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. М., Изд-во АН СССР, 435 с. [Petrochenko V.I. 1956. Akantocefaly (skrebni) domashnih i dikih zhiivotnyh. M., Izd-vo AN SSSR, 435 pp. (In Russian)].
- Поляева К.В. 2012. Эндопаразитофауна ряпушки сибирской *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1949 нижнего течения реки Енисей. Материалы V всероссийской конференции с международным участием по теоретической и морской паразитологии. Калининград, 165–166. [Polyaeva K.V. 2012. Endoparazitofauna ryapushki sibirskoj *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1949 nizhnego techeniya reki Yenisey. Materialy V vserossijskoj konferencii s mezhdunarodnym uchastiem po teoreticheskoj i morskoj parazitologii. Kaliningrad, 165–166. (In Russian)].
- Поляева К.В. 2014а. Современное состояние эндопаразитофауны нерестового стада ряпушки сибирской (*Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848) в низовьях р. Енисей. Труды Центра паразитологии 48: Систематика и экология паразитов. М., 234–236. [Polyaeva K.V. 2014a. Sovremennoe sostoyanie endoparazitofauny nerestovogo stada ryapushki sibirskoj (*Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848) v nizov'yah r. Yeniseya. Trudy Centra parazitologii 48: Sistematika i ekologiya parazitov. M., 234–236. (In Russian)].

- Поляева К.В. 2014б. Взаимодействие паразитофаун сиговых рыб нижнего течения р. Енисей. Современное состояние водных биоресурсов: материалы 3-й международной конференции. Новосибирск, 189–190 с. [Polyaeva K.V. 2014b. Vzaimodejstvie parazitofaun sigovyh ryb nizhnego techeniya r. Yeniseya. Sovremennoe sostoyanie vodnyh bioresursov: materialy 3 mezhdunarodnoj konferencii. Novosibirsk, 189–190. (In Russian)].
- Поляева К.В. 2015. Эколого-фаунистический обзор паразитов сиговых рыб озера Собачье (Таймыр). Новые знания о паразитах: Материалы V Межрегиональной конференции «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». Новосибирск, 75–76. [Polyaeva K.V. 2015. Ekologo-faunisticheskiy obzor parazitov sigovyh ryb ozera Sobach'e (Tajmyr). Novye znaniya o parazitah: Materialy V Mezhhregional'noj konferencii «Parazitologicheskie issledovaniya v Sibiri i na Dal'nem Vostoke». Novosibirsk, 75–76. (In Russian)].
- Поляева К.В. 2016а. Сравнительная характеристика паразитофауны сигов-бентофагов из озер Собачье и Кутармакан (плато Путорана). Современные проблемы теоретической и морской паразитологии: сборник научных статей. Севастополь, 110–112. [Polyaeva K.V. 2016a. Sravnitel'naya harakteristika parazitofauny sigov-bentofagov iz ozer Sobach'e i Kutaramakan (plato Putorana). Sovremennye problemy teoreticheskoy i morskoy parazitologii: sbornik nauchnyh statej. Sevastopol', 110–112. (In Russian)].
- Поляева К.В. 2016б. Паразитофауна тугуна *Coregonus tugun* (Pallas) рек Енисей и Хатанги. Труды Центра паразитологии 49. М., 107–108. [Polyaeva K.V. 2016b. Parazitofauna tuguna *Coregonus tugun* (Pallas) rek Yeniseya i Khatangi. Trudy Centra parazitologii 49. M., 107–108. (In Russian)].
- Поляева К.В., Романов В.И. 2016. Эколого-фаунистический обзор паразитов лососевидных рыб озера Собачьего (плато Путорана). Российский паразитологический журнал 37 (3): 281–290. [Polyaeva K.V., Romanov V.I. 2016. Ekologo-faunisticheskiy obzor parazitov lososevidnyh ryb ozera Sobach'ego (plato Putorana). Rossijskiy parazitologicheskij zhurnal 37 (3): 281–290. (In Russian)].
- Поляева К.В., Доровских Г.Н., Чугунова Ю.К. 2019. Видовой состав и структура компонентных сообществ паразитов тугуна *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) из рек Хатанга и Енисей. Самарский научный вестник 8 (3): 72–80. [Polyaeva K.V., Dorovskih G.N., Chugunova Yu.K. 2019. Vidovoj sostav i struktura komponentnyh soobshchestv parazitov tuguna *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) iz rek Khatanga i Yenisey. Samarskiy nauchnyj vestnik 8 (3): 72–80. (In Russian)].
- Пугачев О.Н. 2004. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии: Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. Труды ЗИН 304. СПб., 248 с. [Pugachev O.N. 2004. Katalog parazitov presnovodnyh ryb Severnoj Azii: Nematody, skrebni, piyavki, molluski, rakoobraznye, kleshchi. Trudy ZIN 304. St. Petersburg, 248 pp. (In Russian)].
- Романов В.И., Заделенов В.А., Никулина, Ю.С., Поляева К.В. 2016. Морфология и паразитология ряпушки озера Собачьего (плато Путорана). Вестник НГАУ 38 (1): 69–77. [Romanov V.I., Zadelenov V.A., Nikulina Yu.S., Polyaeva K.V. 2016. Morfologiya i parazitologiya ryapushki ozera Sobach'ego (plato Putorana). Vestnik NGAU 38 (1): 69–77. (In Russian)].
- Романов В.И., Поляева К.В., Никулина Ю.С. 2019. Морфологические особенности и эндопаразитофауна некоторых сиговых и хариусовых рыб в восточной части озера Собачье (плато Путорана). Журнал СФУ. Биология 12(4): 410–429. DOI: 10.17516/1997-1389-0291. [Morfologicheskie osobennosti i endoparazitofauna nekotoryh sigovyh i hariusovyh ryb v vostochnoj chasti ozera Sobach'e (plato Putorana). Zhurnal SFU. Biologiya 12 (4): 410–429. (In Russian)].
- Рудковский А.И., Бочарова Т.А. 2007. Инвазии промысловых рыб озера Собачье на юге Таймыра. Ихтиологические исследования на внутренних водоемах, 131–133. [Rudkovskij A.I., Bocharova T.A. 2007. Invazii promyslovyh ryb ozera Sobach'e na yuge Tajmyra. Ihtiologicheskie issledovaniya na vnutrennih vodoemah, 131–133. (In Russian)].
- Скрябина Е.С. 1978. Морфологическая изменчивость скребней рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae), паразитирующих у рыб Ледовитоморской провинции в пределах СССР. Па-

- разитология 12 (6): 512–521. [Skryabina E.S. 1978. Morfologicheskaya izmenchivost' skrebnej roda *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae), parazitiruyushchih u ryb Ledovitomorskoy provincii v predelakh SSSR. Parazitologiya 12 (6): 512–521. (In Russian)].
- Спасский А. А., Ройтман В.А. 1960. Фауна трематод, цестод и скребней рыб верховьев Енисея. Вопросы ихтиологии 15: 183–193. [Spasskij A.A., Rojzman V.A. 1960. Fauna trematod, cestod i skrebnej ryb verhov'ev Yeniseya. Voprosy ihtologii 15: 183–193. (In Russian)].
- Спасский А.А., Ройтман В.А., Трофименко В.Я. 1965. Гельминты рыб Тувинской АССР (по материалам 306 СГЭ 1056–1957 гг.). Материалы к научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов. Часть II, 231–236. [Spasskij A.A., Rojzman V.A., Trofimenko V.Ya. 1965. Gel'minty ryb Tuvinskoj ASSR (pomaterialam 306 SGE 1056–1957 gg.). Materialy k nauchnoj konferencii Vsesoyuznogo obschestva gel'mintologov. Chast' II, 231–236. (In Russian)].
- Степанова А.Ю., Талденкова Е.Е., Баух Х.А. 2010. Четвертичные остракоды Арктики и их использование в палеорекострукциях. Палеонтологический журнал 1: 38–45. [Stepanova A.Yu., Taldenkova E.E., Bauh H.A. 2010. Chetvertichnye ostrakody Arktiki i ih ispol'zovanie v paleorekonstrukciyah. Paleontologicheskij zhurnal 1: 38–45. (In Russian)].
- Трофименко В.Я. 1969. Гельминтофауна рыб пресных вод Азиатской субарктики. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 27 с. [Trofimenko V.Ya. 1969. Gel'mintofauna ryb presnyh vod Aziatskoj subarktiki. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 27 pp. (In Russian)].
- Чугунова Ю.К. 2017. Сравнительная характеристика паразитофауны ряпушки сибирской *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 в разнотипных водоемах Арктической зоны. Лососевые рыбы. Биология, охрана и воспроизводство: материалы международной конференции. Петрозаводск, 155–156. [Chugunova Yu.K. 2017. Sravnitel'naya harakteristika parazitofauny ryapushki sibirskoj *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 v raznotipnyh vodoemah Arkticheskoy zony. Lososevye ryby. Biologiya, ohrana i vosproizvodstvo: materialy mezhdunarodnoj konferencii. Petrozavodsk, 155–156. (In Russian)]
- Amin O.M. 2002. Revision of *Neoechinorhynchus* Stiles & Hassall, 1905 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) with keys to 88 species in two subgenera. Systematic Parasitology 53: 1–18.
- Amin O.M. 2013. Classification of the Acanthocephala. Folia Parasitologica 60 (4): 273–305.
- Arai H.P. 1989. Acanthocephala. In: Margolis L, Kabata Z. (eds). Guide to the parasites of fishes of Canada. Part III. Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences 107: 1–95.
- Ching H.L. 1984. Description of *Neoechinorhynchus salmonis* sp. n. (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) from Freshwater Fishes of British Columbia. The Journal of Parasitology 70 (2): 286–291.
- Gavrilov A.L., Chugunova Yu.K., Ieshko E.P., Gos'kova O.A., Bogdanov V.D. 2019. The parasitofauna of Coregonids from lower Ob tributaries and the Khatanga river. Труды Карельского научного центра РАН 8: 97–107. DOI: 10.17076/bg954 [Gavrilov A.L., Chugunova Yu.K., Ieshko E.P., Gos'kova O.A., Bogdanov V.D. 2019. The parasite fauna of Coregonids from lower Ob tributaries and the Khatanga river. Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN 8: 97–107.].
- Malyarchuk B., Derenko M., Mikhailova E., Denisova G. 2014. Phylogenetic relationships among *Neoechinorhynchus* species (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) from North-East Asia based on molecular data. Parasitology International 63 (1): 100–107.
- Mikhailova E.I. 2013. Origination of a separate form of *Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984 (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) in severe environment of the Asian Arctic. Parasitology Research 112 (5): 1973–1981.
- Stepanova A., Taldenkova E., Simstich J., Bauch H.A. 2007. Comparison study of the modern ostracod associations in the Kara and Laptev seas: Ecological aspects. Marine Micropaleontology 63: 111–142.
- Zadelenov V.A., Dubovskaya O.P., Bazhina L.V., Glushchenko L.A., Isaeva I.G., Kleush V.O., Semenchko K.A., Matasov V.V., Shadrin E.N. 2017. New data on biota of some lakes in the western part of the Putorana Plateau. Journal of Siberian Federal University. Biology 10 (1): 87–105. (In Russian). DOI: 10.17516/1997-1389-0010

**NEW DATA ON THE SPECIES DIVERSITY
OF THE GENUS *NEOECHINORHYNCHUS*
(ACANTHOCEPHALES: NEOECHINORHYNCHIDAE)
IN KRASNOYARSK REGION**

K. V. Polyaeva, E. I. Mikhailova, Y. K. Chugunova

Keywords: *Neoechinorhynchus*, the Yenisei, the Khatanga, Pyasina, Sobachye lake, Kutaramakan lake, Khabalyk lake

SUMMARY

The collection materials of proboscis worms from fishes living in different types of Krasnoyarsk Region's water bodies (rivers, lakes, reservoirs) have been studied. Taxonomic features were identified, which made it possible to establish the species identity of acanthocephalans of *Neoechinorhynchus* from basins of the Yenisei, the Pyasina and the Khatanga rivers. Four species of this genus were recorded in water bodies of Krasnoyarsk Region. *Neoechinorhynchus salmonis* and *N. baueri* were identified in the collected materials from lower reaches of the Yenisei and Khatanga rivers, and *N. tumidus* were identified in the collected materials from the Putorana Plateau's lakes and Kureika reservoir. In addition, *Neoechinorhynchus* sp. individuals were found in roach *Rutilus rutilus lacustris* (Pallas) from Khabalyk lake (the Eastern Sayan Mountains). Additional sampling in this lake will help to determine this species. The article presents morphometric characteristics of the listed species of proboscis worms; information on their occurrence and abundance in the studied water bodies is also presented.

УДК 576.895.775:591.158.1

**ФЕНОТИПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНО ПОЛУЧЕННЫХ ГИБРИДОВ
ДВУХ ПОДВИДОВ *CITELLOPHILUS TESQUORUM*
(SIPHONAPTERA, CERATOPHYLLIDAE)**

© 2022 г. А. Я. Никитин^а, *, Л. П. Базанова^а

^аИркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,
Иркутск, 664047 Россия
*e-mail: nikitin_irk@mail.ru

Поступила в редакцию 23.08.2022 г.

После доработки 15.09.2022 г.

Принята к публикации 16.09.2022 г.

В природных очагах чумы Сибири основными переносчиками возбудителя являются два подвида *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898): в Забайкальском – *C. t. sungaris* (Jordan, 1929), в Тувинском – *C. t. altaicus* (Ioff, 1936). Экспериментально установлена возможность их реципрокной гибридизации. Время появления личинок F1, минимальный период метаморфоза и число овариол у самок гибридов варьировало примерно в тех же пределах, что и у родительских подвидов. Однако число потомков, приходящихся на одну взрослую самку, у гибридов F1 и F2 было в десять раз меньше, чем у исходных форм.

Изучение морфологии имаго гибридов по признакам, не имеющим таксономического значения, показало, что уровень их фенотипического сходства с каждым из подвидов соответствовал значению этого показателя для особей из природных популяций и был значительно выше сходства особей двух подвидов. Выявлено увеличение размеров тела у F1, которое в F2 нивелируется.

В опытах по инфицированию имаго гибридов возбудителем чумы у них происходили образование блоков преджелудка и передача микроба лабораторным животным, причем с более высокой эффективностью, чем у исходных форм.

Ключевые слова: подвиды блох, гибриды, признаки приспособленности, морфология, возбудитель чумы

DOI: 10.31857/S0031184722050027, **EDN:** FGZCDN

Организм членистоногих – среда обитания для широкого спектра микроорганизмов, в том числе патогенных для человека, многие из которых прошли длительные периоды коадаптации и коэволюции и сформировали природные очаги инфекционных болезней. Характер отношений между возбудителем и организмом, являющимся для

него резервуаром и/или вектором, во многом будет определяться видоспецифическими особенностями набора фенотипов, существующих в популяции переносчика (Захаров, 1987; Корзун, Никитин, 1997; Семенов, 2001). Причиной изменения фенотипической структуры популяции переносчика с измененной толерантностью к микроорганизмам могут стать факторы внешней среды (модификационная изменчивость) или сигнал генетической природы, обусловленный, например, возникновением межпопуляционных, подвидовых или даже межвидовых гибридов. Априори предсказать, как повлияет генетически детерминированное изменение фенотипа на взаимоотношения переносчика с микробиотой, не представляется возможным и требует экспериментального изучения.

На территории азиатской части России существует три природных очага чумы. В двух из них основным переносчиком и хранителем чумной инфекции является блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Считается, что этот политипический вид включает четыре подвида, два из них обитают в природных очагах чумы Сибири. В Забайкальском очаге – *C. t. sungaris* (Jordan, 1929); в Тувинском – *C. t. altaicus* (Ioff, 1936) (Голубинский и др., 1987; Онищенко, Кутырев, 2004; Медведев и др., 2019). Виды этого рода распространены в степных и горных областях Центральной и Южной Европы, Казахстана, Передней, Средней и Центральной Азии, Южной Сибири и Приамурья (Иофф, Скалон, 1954; Цэрэнноров, 1999; Медведев и др., 2019).

В серии опытов, проведенных в Иркутском противочумном институте в 90-х годах прошлого века, была показана возможность получения в лабораторных условиях гибридов *C. t. sungaris* и *C. t. altaicus*, изучен ряд их свойств, в том числе определяющих векторную эффективность насекомых. В современных условиях под действием меняющегося климата происходит трансформация границ ареалов носителей и переносчиков возбудителей с выносом эпидемически опасных зон и укоренением инфекции (Балахонов и др., 2014; Медведев и др., 2019). Поэтому мы сочли необходимым обобщить и проанализировать опубликованные ранее материалы по экспериментальному получению и сравнительному изучению особенностей гибридов от скрещивания двух подвидов *C. tesquorum*.

Цель работы – описать результаты скрещивания двух подвидов *C. tesquorum* и некоторые фенотипические особенности гибридных имаго.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Разведение двух подвидов блохи *C. tesquorum* (*C. t. sungaris* и *C. t. altaicus*) проведено в условиях инсектария Иркутского противочумного института при температуре 18–21°C, относительной влажности воздуха 75–80%, периодическом освещении и подкормке имаго каждые 2–3 сут на беспородных белых мышах (Жовтый, Нечаева, 1983). Отметим, что Lewis (1990) считает *C. t. altaicus* самостоятельным видом.

Для проведения реципрокного скрещивания имаго *C. t. sungaris* и *C. t. altaicus* отобраны виргинные самки каждого подвида насекомых. Для этого предварительно выбирали куколок насекомых, а вышедших из них имаго просматривали под микроскопом для выявления молодых самок и отделения их от самцов. В качестве прокормителей использовали раздельно содержащихся сирийских золотистых хомяков. На каждого зверька помещали по 10 блох (пять половозрелых самок и пять самцов) противоположных подвидов. Животные находились в проволочных сетках, помещенных на бумагу черного цвета, что исключало гибель насекомых из-за механических воздействий прокормителя и упрощало обнаружение отложенных самками яиц, появление личинок и молодых имаго. Контролем служили одновозрастные культуры исходных подвидов блох.

В дальнейшем содержание экспериментальных блох протекало в одинаковых и относительно стабильных условиях инсектария. Всего проведено два независимых опыта по получению гибридных насекомых, которые позволили изучить фенотипические особенности имаго у первого–четвертого поколений (F1–F4).

Для оценки векторной эффективности переносчика имаго блох заражали вирулентными штаммами *Yersinia pestis*. Данные опыты проведены на базе лаборатории экспериментальных животных Иркутского противочумного института. Для инфицирования блох использованы штаммы *Y. pestis pestis* из коллекции музея живых культур института, изолированные на территории сибирских природных очагов: И-1996 (Забайкальский очаг) и И-3226 (Тувинский очаг).

Искусственное заражение осуществляли кормлением насекомых на биомембране (шкурка белой мыши) смесью равных частей дефибринированной крови морской свинки и 2 млрд. взвеси чумного микроба из 48-часовой агаровой культуры, выращенной при 28°C.

Инфицированных возбудителем чумы блох периодически (через 2–3 сут) кормили на белых мышках. Во всех опытах после каждой подкормки среди напитавшихся кровью насекомых визуально под микроскопом регистрировали особей с блоками преджелудка. Блокированных насекомых фиксировали в 70% спирте и весь дальнейший комплекс их морфологического изучения проводили на базе паразитологического отдела.

Грызунов, после снятия с них блох, содержали в отдельных садках, помещенных в изолированные боксы. Эффективность передачи микроба определяли по времени наступления гибели грызунов, регистрации характерных признаков бактериального поражения и результатам бактериологического исследования органов павших животных.

Взаимоотношения имаго гибридов с возбудителем чумы исследовано у F1, F3 и F4. В каждом случае в тех же условиях поставлены варианты экспериментов с особями родительских подвидов насекомых. Всего проведено пять опытов.

Для изучения морфологической изменчивости насекомых по морфометрическим (длина головы, бедра и голени третьей пары ног) и меристическим (число щетинок на эпимере, метэпимере, снаружи и внутри бедра и голени третьей пары ног) признакам использованы просветленные временные препараты, приготовленные по принятой методике (Иофф, Скалон, 1954). Размеры имаго приведены в относительных показателях окуляр-микрометра. Показатель

степени сходства экспериментальных групп по морфологическим признакам имаго рассчитан по методу Животовского (1982).

Статистическая обработка материала проведена с применением стандартных методов вариационной статистики (Животовский, 1991; Ивантер, Коросов, 2013). Полученные результаты на современном этапе частично подвергнуты повторному анализу с использованием программы Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Экспериментальное получение гибридов и их морфологические особенности

Явление гибридизации у кровососущих членистоногих известно для различных таксономических групп: блох (Якунин, Куницкая, 1992; Никитин и др., 1995; Ye et al., 1997), комаров (Nazni et al., 2009; Yanisley et al., 2014), иксодовых клещей (Kovalev et al., 2015; Rar et al., 2019), но до сих пор исследовано в недостаточной мере. Чтобы оценить характер изменения признаков приспособленности гибридных особей *C. tesquorum* по отношению к родительским подвидам, проведено изучение некоторых количественных и качественных показателей у потомков F1 и F2 по суммированным данным для реципрокных вариантов скрещиваний (табл. 1).

Таблица 1. Результаты скрещивания двух подвидов *Citellophilus tesquorum* по признакам приспособленности

Table 1. Results of crossing two subspecies of *Citellophilus tesquorum* by the characteristics of adaptation

Вариант опыта	Время появления первых личинок (сут)	Минимальные сроки метаморфоза (сут)	Число взрослых потомков у одной самки за время наблюдений	Число овариол у одной самки
Родительские подвиды (контроль)				
<i>C. t. sungaris</i>	13	45	45.4	10.0
<i>C. t. altaicus</i>	19	45	51.0	6.4
Гибриды из реципрокных вариантов скрещиваний подвидов <i>C. tesquorum</i>				
F1	19.6 ± 3.61	41.5 ± 0.87	3.9 ± 1.05	6.4 ± 0.25
F2	14.5 ± 1.44	31.0 ± 2.00	3.7 ± 1.70	6.0 ± 0.20

Показано, что такие признаки уровня приспособленности блох, как время появления первых личинок, минимальные сроки метаморфоза, число овариол у одной взрослой самки, достаточно схожи во всех вариантах эксперимента. Несколько иная картина выявлена по признаку «число потомков», приходящихся на одну самку. У гибридов F1 и F2 эти показатели ниже, чем у родительских форм, вне зависимости от направления исходного скрещивания. Считаем, что экспериментально продемонстрированная возможность реципрокного скрещивания исходных форм *C. tesquorum*

с сохранением фертильности потомства, с одновременным снижением числа потомков, приходящегося на одну самку, в наибольшей степени соответствует представлениям о подвидовом таксономическом статусе *C. t. sungaris* и *C. t. altaicus*.

Анализ результатов измерения длины трех мерных признаков имаго выявил несколько бóльшие размеры у самок *C. t. altaicus* по сравнению с *C. t. sungaris* (табл. 2). При этом имаго F1, вероятно вследствие эффекта гетерозиса, были несколько крупнее, чем особи *C. t. altaicus*, что особенно наглядно проявилось у самок. Если сравнить по критерию Стьюдента размеры признаков у *C. t. sungaris* и гибридов F1, то у самок все различия высоко значимы ($P < 0.001$). У самцов статистически подтвержденное преобладание размеров этого признака у имаго F1 отсутствует лишь по длине головы. В F2 размеры имаго уменьшаются по сравнению с F1; как следствие этого нивелируются и различия в размерах признаков имаго у гибридов с родительскими подвидами.

Таблица 2. Морфометрические признаки у гибридов двух подвидов *Citellophilus tesquorum* и родительских форм

Table 2. Measurements of two subspecies of *Citellophilus tesquorum* in hybrids and parental forms

Вариант	Длина	Самки	N	Самцы	N
<i>C. t. sungaris</i>	Голова	603.4 ± 5.01	21	536.6 ± 5.90	9
	Бедро	543.9 ± 5.75	21	499.8 ± 4.59	9
	Голень	537.2 ± 5.64	21	484.4 ± 4.94	9
<i>C. t. altaicus</i>	Голова	616.7 ± 8.02	7	535.7 ± 5.95	18
	Бедро	597.6 ± 2.93	7	541.8 ± 3.26	18
	Голень	572.8 ± 11.12	7	527.1 ± 3.44	18
F1	Голова	623.0 ± 3.08	20	539.1 ± 5.16	18
	Бедро	600.8 ± 3.12	20	538.3 ± 3.35	18
	Голень	582.3 ± 3.19	20	518.6 ± 3.32	18
F2	Голова	600.4 ± 5.75	10	539.3 ± 5.83	8
	Бедро	571.4 ± 2.81	10	517.4 ± 9.30	8
	Голень	558.1 ± 2.11	10	501.8 ± 6.89	8

Примечания. N – число промеренных экземпляров. Во всех вариантах опыта проведено измерение третьей пары ног.

Таким образом, на первом этапе исследований доказана возможность реципрокного скрещивания двух подвидов блохи *C. tesquorum* с получением фертильного потомства. При морфологическом анализе с двух сторон тела шести признаков хетотаксии у 28 самок *C. t. altaicus*, 14 *C. t. sungaris* и 49 особей F1 показатель фенотипического сходства для имаго родительских подвидов составил 0.906 ± 0.024 . Между гибридами

и *C. t. altaicus* величина показателя значимо выше и равна 0.961 ± 0.012 , а между гибридами и *C. t. sungaris* – 0.945 ± 0.017 . Т.е. имаго F1 имеют примерно одинаковое морфологическое сходство с родительскими подвидами блох. Отметим, что сходство самок по этим же признакам из трех природных популяций *C. t. altaicus* в сопоставимых по объему выборках колеблется от 0.948 ± 0.018 до 0.975 ± 0.009 . Следовательно, частота общих морф у самок из природных популяций, а также у гибридов с любой родительской формой значимо выше, чем между *C. t. sungaris* и *C. t. altaicus*, что подтверждает подвидовой таксономический статус использованных для гибридизации форм *C. tesquorum*.

Устойчивое разведение гибридов в инсектарии позволило получить достаточное количество насекомых для проведения экспериментов по изучению их взаимоотношений с возбудителем чумы. Известно, что у блох, имаго которых в экспериментальных условиях были постоянно заражены бактериями чумы, наблюдается тенденция к активизации трансмиссивной эффективности (Бибикова и др., 1975). Аналогично для комаров показано, что пассирование возбудителя через определенного переносчика повышает его способность заселять именно данный вид (Расницын, 1998). В этой связи первоначально мы предположили, что имаго гибридных блох, исторически не контактировавших с *Y. pestis*, будут менее эффективны в передаче микроба.

Результаты исследования взаимоотношений гибридных блох с возбудителем чумы

Частота образования блока преджелудка у инфицированных возбудителем чумы блох является одним из ведущих, но не единственным фактором, обеспечивающим эффективность трансмиссии микроба (Бибикова, Классовский, 1974; Hinnebusch, Erickson, 2008; Базанова, Никитин, 2018). Первый опыт по инфицированию имаго блох родительских подвидов *C. tesquorum* и гибридов F1 поставлен в двух вариантах: путем заражения насекомых штаммами возбудителя чумы, происходящими из Забайкальского и Тувинского природных очагов. Так как очевидных различий между этими вариантами не наблюдали, то далее рассмотрены суммированные результаты. В проведенном опыте осуществлено по 10 подкормок блох на белых мышах, инфицированных каждым вариантом возбудителя. Первые блокированные имаго отмечены у *C. t. altaicus* (две блохи) после второй подкормки насекомых (на третьи сутки). У *C. t. sungaris* выявлена одна блоха с блоком после четвертой подкормки (на девятые сутки), а у гибридов – одна блокированная особь после третьей (на пятые сутки). Всего за время опыта зарегистрировано 5, 9 и 11 блокированных блох среди *C. t. sungaris*, *C. t. altaicus* и F1, соответственно. Передача возбудителя чумы экспериментальным животным произошла уже при первой подкормке блох (на третьи сутки) во всех вариантах опыта. Среднее время гибели белых мышей после их заражения

составило 4.7 ± 0.47 , 5.0 ± 0.45 и 5.0 ± 0.49 дней для *C. t. sungaris*, *C. t. altaicus* и F1, соответственно. Несмотря на отсутствие различий между вариантами опыта по срокам гибели животных, наблюдали более эффективную передачу микроба гибридными блохами. Из 20 белых мышей, на которых кормились инфицированные *Y. pestis* (И-1996 и И-3226) *C. t. sungaris*, пало 25% животных; *C. t. altaicus* – 35%; F1 – 55%. При этом степень пораженности органов грызунов возбудителем чумы (оцениваемая визуально в баллах) между вариантами имаго не различалась: 12.4 ± 0.75 , 11.7 ± 0.33 , 12.1 ± 0.73 для *C. t. sungaris*, *C. t. altaicus* и F1, соответственно.

В последующем было проведено еще четыре эксперимента по изучению векторной активности двух подвидов *C. tesquorum* и их гибридов разных поколений. В целом были получены схожие результаты, поэтому представлены материалы, суммированные для всех опытов с блохами F1, F3 и F4 (табл. 3).

Таблица 3. Характеристика векторной активности двух подвидов *Citellophilus tesquorum* и их гибридов (суммированы данные пяти экспериментов)

Table 3. Characteristics of vector activity of two *Citellophilus tesquorum* subspecies and their hybrids (data from five experiments are summarized)

Вариант опыта	Эффективность блокообразования		Эффективность передачи возбудителя белым мышам		
	Число блох	Доля блох с блоком преджелудка, %	Число мышей	Доля погибших животных, %	95% доверительный интервал границ вероятной гибели животных
<i>C. t. sungaris</i>	317	8.8 ± 1.59	30	6.7	1.2–19.4
<i>C. t. altaicus</i>	405	6.4 ± 1.22	17	5.9	0.3–25.2
Гибриды	449	16.0 ± 1.73	16	50.0	28.0–71.9

Достаточно большое количество исследованных имаго позволяет для статистической обработки материала использовать параметрический метод Стьюдента. Показано, что по частоте блокообразования родительские подвиды блох статистически значимо не различаются ($P > 0.05$). Вместе с тем у гибридных особей блоки преджелудка формируются значимо чаще, чем у *C. t. sungaris* ($P < 0.01$) и *C. t. altaicus* ($P < 0.001$).

Другим важным показателем эффективности трансмиссии возбудителя является непосредственно гибель подопытных животных, использованных для подкормок инфицированных эктопаразитов (табл. 3). Для сравнительного анализа этого альтернативно варьирующего показателя применен метод расчета границ 95% доверительного интервала вероятности гибели животных в повторных опытах на основе F-статистики. Этот способ расчета границ для биномиальных распределений является наиболее точным (Животовский, 1991).

Согласно полученным данным, эффективность заражения экспериментальных животных у родительских подвидов блох статистически значимо не различается (границы 95% доверительных интервалов перекрываются). Однако нижняя граница 95% доверительного интервала возможной частоты генерализации инфекционного процесса у зараженных гибридными блохами мышей выше верхней границы этого показателя в вариантах опыта с родительскими подвидами насекомых. Это является статистическим доказательством вывода о большей эффективности передачи гибридами возбудителя чумы.

Таким образом, установлено, что оба штамма чумного микроба (И-1996 и И-3266) способны приживаться и размножаться в гибридных особях, вызывая формирование блоков преджелудка и манифестную форму инфекционного процесса у подопытных животных. Наше первоначальное предположение о неспособности гибридных блох эффективно передавать возбудителя чумы не только не подтвердилось, но были получены прямо противоположенные результаты, указывающие на рост эффективности гибридов как переносчиков возбудителя этой особо опасной трансмиссивной инфекции.

Имаго, после проведения опытов по исследованию векторной активности насекомых, изучены по меристическим признакам с билатеральной изменчивостью. С каждой стороны тела проведен анализ числа щетинок на эпистерне и метэпимере. Изменчивость в проявлении билатеральных признаков позволяет характеризовать стабильность онтогенетического развития особей (Захаров, 1987; Новицкая, 2016). В качестве статистического показателя, характеризующего уровень стабильности онтогенеза блох, применена оценка дисперсии разности числа щетинок с двух сторон тела (σ_d^2). Исследована онтогенетическая стабильность у имаго, доживших до окончания опытов по их инфицированию возбудителем чумы, а также у особей с блоками преджелудка (табл. 4).

Таблица 4. Оценка уровня стабильности онтогенеза имаго гибридов и родительских особей *Citellophilus tesquorum*, в зависимости от результатов их заражения возбудителем чумы

Table 4. Estimation of the level of stability of ontogenesis in *Citellophilus tesquorum* imago hybrids and parental individuals, depending on the results of their infection with the causative agent of the plague

Вариант опыта	Число исследованных имаго		Дисперсия разности (σ_d^2) числа щетинок с двух сторон тела			
			эпистерн		метэпимер	
	без блока	с блоком	без блока	с блоком	без блока	с блоком
<i>C. t. sungaris</i>	137	17	0.471	0.485	0.890	1.279
<i>C. t. altaicus</i>	119	11	0.404	1.091**	0.915	1.018
Гибриды	163	54	0.491	0.832*	1.006	2.074**

Примечания. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ при сравнении блокированных и неблокированных имаго.

По суммарным для двух признаков данным уровень онтогенетического шума у гибридов значимо не отличается от этого показателя у родительских подвидов. При этом из восьми пар индивидуальных сравнений (у блокированных и неблокированных блох двух родительских подвидов по двум признакам) в семи случаях онтогенетические шумы сильнее выражены у гибридных имаго. Выявлено, что наиболее существенные различия в величине стабильности развития характерны для блокированных и неблокированных имаго вне зависимости от варианта опыта (Корзун, Никитин, 1997). Для блокированных особей во всех случаях характерно неустойчивое состояние онтогенетического развития, причем в трех парах сравнений из шести различия статистически значимы (табл. 4).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основными выводами по результатам проведенного исследования мы считаем следующие: 1) в местах соприкосновения ареалов *C. t. sungaris* и *C. t. altaicus* или в случае заноса имаго одного из подвидов на территорию обитания другого возникновение фертильных гибридов является потенциально вероятным событием; 2) по совокупности морфологических признаков, не имеющих таксономического значения, гибриды F1 занимают промежуточное положение между исходными подвидами; 3) гибриды двух подвидов *C. tesquorum* могут быть не только восприимчивыми к возбудителю чумы, но и обладают повышенной по сравнению с родительскими формами векторной эффективностью; 4) подтверждается таксономический статус *C. t. sungaris* и *C. t. altaicus* как двух подвидов; 5) для гибридов характерна несколько большая нестабильность онтогенеза, что особенно сильно проявляется (в т.ч. для родительских форм) у имаго со сформировавшимся после заражения *Y. pestis* блоком преджелудка.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность за помощь в работе на отдельных этапах этого длительного исследования сотрудникам Иркутского научно-исследовательского противочумного института (Иркутск): В.М. Корзуну, Л.И. Козец, М.Б. Калинин и А.В. Хабарову. Особенно мы благодарны Л.К. Нечасовой, внесшей неоценимый вклад в организацию и проведение эксперимента.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базанова Л.П., Никитин А.Я. 2018. Взаимоотношения представителей восьми родов отряда Siphonaptera и *Yersinia pestis* из Тувинского природного очага чумы. Эпидемиология и вакцинопрофилактика 17 (3): 32–37. [Bazanova L.P., Nikitin A.Ya. 2018. Relationship of the representatives of eight genera of Siphonaptera order and *Yersinia pestis* from Tuva natural plague focus. Epidemiology and Vaccinal Prevention 17 (3): 32–37. (In Russian)]. <https://doi.org/10.31631/2073-3046-2018-17-3-32-37>

- Балахонов С.В., Корзун В.М., Вержущий Д.Б., Чипанин Е.В., Михайлов Е.П., Денисов А.В., Глушков Э.А., Акимова И.С. 2014. Особенности эпизоотической активности горных природных очагов чумы Сибири в XXI веке. Здоровье населения и среда обитания 12 (261): 48–50. [Balakhonov S.V., Korpzun V.M., Verzhutsky D.B., Chipanin E.V., Mikhailov E.P., Denisov A.V., Glushkov E.A., Akimova I.S. 2014. Features of epizootic activity of mountain natural foci of plague in Siberia in the XXI century. Population Health and Habitat 12 (261): 48–50. (In Russian)].
- Бибикова В.А., Классовский Л.Н. 1974. Передача чумы блохами. М., Медицина, 188 с. [Bibikova V.A., Klassovsky L.N. 1974. Transmission of the plague by fleas. M., Medicine, 188 pp. (In Russian)].
- Бибикова В.А., Классовский Л.Н., Хрустцелевская Н.М. 1975. Влияние длительного контакта популяции блох с бактериями чумы на заражающую активность переносчика. Паразитология 9 (6): 515–517. [Bibikova V.A., Klassovsky L.N., Khrustselevskaya N.M. 1975. The effect of a long contact of the population of fleas with plague bacteria on the infection activity of vectors Parazitologiya 9 (6): 515–517. (In Russian)].
- Голубинский Е.П., Жовтый И.Ф., Лемешева Л.Б. 1987. О чуме в Сибири. Иркутск, Издательство Иркутского университета, 242 с. [Golubinsky E.P., Zhovty I.F., Lemesheva L.B. 1987. About the plague in Siberia. Irkutsk, Publishing house of Irkutsk State University, 242 pp. (In Russian)].
- Животовский Л.А. 1982. Показатель популяционной изменчивости по полиморфным признакам. Фенетика популяций. М., Наука, 38–44. [Zhivotovsky L.A. 1982. Indicator of population variability by polymorphic traits. Phenetics of populations. M., Nauka, 38–44. (In Russian)].
- Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. М., Наука, 271 с. [Zhivotovsky L.A. Population biometrics. M., Nauka, 271 pp. (In Russian)].
- Жовтый И.Ф., Нечаева Л.К. 1983. Методические рекомендации по лабораторному разведению и изучению блох. Иркутск, 27 с. [Zhovty I.F., Nechaeva L.K. 1983. Methodological recommendations for laboratory breeding and study of fleas. Irkutsk, 27 pp. (In Russian)].
- Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных. М., Наука, 216 с. [Zakharov V.M. 1987. Asymmetry of animals. M., Nauka, 216 pp. (In Russian)].
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2013. Элементарная биометрия. Петрозаводск, ПетрГУ, 110 с. [Ivanter E.V., Korosov A.V. 2013. Elementary biometrics. Petrozavodsk, PetrGU, 110 pp. (In Russian)].
- Июфф И.Г., Скалон О.И. 1954. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилежащих районов. М., Медгиз, 275 с. [Ioff I.G., Skalon O.I. 1954. The determinant of fleas of Eastern Siberia, the Far East and adjacent areas. M., Medgiz, 275 pp. (In Russian)].
- Корзун В.М., Никитин А.Я. 1997. Асимметрия щетинок у блох *Citellophilus tesquorum* как возможный маркер способности к блокообразованию. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 1: 34–36. [Korpzun V.M., Nikitin A.Ya. 1997. Asymmetry of bristles in *Citellophilus tesquorum* fleas as a possible marker of the ability to block formation. Meditsinskaya parazitologiya i parasitarnye bolezni 1: 34–36. (In Russian)].
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Паразитология 53 (3): 179–197. [Medvedev S.G., Kotti B.K., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of fleas (Siphonaptera) – vectors of plague pathogens: parasite of ground squirrels – flea *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Parazitologiya 53 (3): 179–197. (In Russian)]. <https://doi.org/10.1134/S0031184719030013>
- Никитин А.Я., Базанова Л.П., Нечаева Л.К., Корзун В.М., Хабаров А.В., Козец Л.И. 1995. Экспериментальное изучение способности гибридов от скрещивания блохи *Citellophilus tesquorum* двух подвидов передавать возбудителя чумы. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 4: 14–17. [Nikitin A.Ya., Bazanova L.P., Nechaeva L.K., Korpzun V.M., Khabarov A.V., Kozets L.I. 1995. Experimental study of the ability of hybrids bred from two subspecies of the flea *Citellophilus tesquorum* to transmit plague bacillus. Meditsinskaya parazitologiya i parasitarnye bolezni 4: 14–17. (In Russian)].

- Новицкая А.Н. 2016. Фенотипическая изменчивость билатеральных счетных признаков в популяциях членистоногих. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 19 с. [Novitskaya A.N. 2016. Phenotypic variability of bilateral counting signs in arthropod populations. Abst. dis. ... cand. biol. sciences. Irkutsk, 19 pp. (In Russian)].
- Онищенко Г.Г., Кутырев В.В. 2004. Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. М., Медицина, 192 с. [Onishchenko G.G., Kutyrev V.V. 2004. Natural plague foci of the Caucasus, the Caspian Sea, Central Asia and Siberia. M., Medicine, 192 pp. (In Russian)].
- Расницын С.П. 1998. Связь восприимчивости комаров к возбудителям малярии с таксономическим положением и географическим происхождением взаимодействующих организмов. Паразитология 32 (6): 495–500. [Rasnitsyn S.P. 1998. Relations of mosquito's susceptibility to malaria parasites with a taxonomic position and geographical origin of interacting organisms. Parazitologiya 32 (6): 495–500. (In Russian)].
- Семенов А.В., Алексеев А.Н., Дубинина Е.В., Кауфманн У., Иенсен П.М. 2001. Выявление генотипической неоднородности популяции *Ixodes persulcatus* Schulze (Acari: Ixodidae) северо-запада России и особенности распределения патогенов – возбудителей болезни Лайма и эрлихиозов в различных генотипах. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 3: 11–15. [Semenov A.V., Alekseev A.N., Dubinina E.V., Kaufmann U., Iensen P.M. 2001. Identification of genotypic heterogeneity of the population of *Ixodes persulcatus* Schulze (Acari: Ixodidae) in the north-west of Russia and features of the distribution of pathogens – causative agents of Lyme disease and ehrlichiosis in various genotypes Meditsinskaya parazitologiya i parasitarnye bolezni 3: 11–15. (In Russian)].
- Цэрэнноров Д. 1999. Эпизоотологическое значение блох *Citellophilus tesquorum sungaris* (Jordan, 1929) и *Frontopsylla luculenta luculenta* (Jordan et Rothschild, 1923) в природных очагах чумы Монголии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 18 с. [Tserennorov D. 1999. Epizootological significance of fleas *Citellophilus tesquorum sungaris* (Jordan, 1929) and *Frontopsylla luculenta luculenta* (Jordan et Rothschild, 1923) in natural foci of plague in Mongolia. Abst. dis. ... cand. biol. sciences. Stavropol, 18 pp. (In Russian)].
- Якунин Б.М., Куницкая Н.Т. 1992. Межвидовая гибридизация у блох рода *Nosopsyllus* (Siphonaptera: Ceratophyllidae) в эксперименте. Паразитология 26 (5): 418–423. [Yakunin B.M., Kunitskaya N.T. 1992. Interspecific hybridization in fleas of the genus *Nosopsyllus* (Siphonaptera: Ceratophyllidae) in an experiment. Parazitologiya 26 (5): 418–423. (In Russian)].
- Hinnebusch B.J., Erickson D. 2008. *Yersinia pestis* biofilm in the flea vector and its role in the transmission of plague. Current Topics in Microbiology and Immunology 322: 229–248. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-75418-3-11>
- Kovalev S.Y., Mikhaylishcheva M.S., Mukhacheva T.A. 2015. Natural hybridization of the ticks *Ixodes persulcatus* and *Ixodes pavlovskyi* in their sympatric populations in Western Siberia. Infection, Genetics and Evolution 32: 388–395. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2015.04.003>
- Lewis R.E. 1990. The Ceratophyllidae: currently accepted valid taxa (Insecta: Siphonaptera). Koenigstein, Koeltzscientific scientific books, 267 pp.
- Nazni W.A., Hanlim L., Azahari A.H. 2009. Cross-mating between Malaysian strains of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in the laboratory. The Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health 40 (1): 40–46.
- Rar V., Livanovaa N., Sabitovaa Y., Igolkina Y., Tkacheva S., Tikunova A., Babkina I., Golovljova I., Panov V., Tikunovaa N. 2019. *Ixodes persulcatus/pavlovskyi* natural hybrids in Siberia: Occurrence in sympatric areas and infection by a wide range of tick-transmitted agents. Ticks and Tick-borne Diseases 10 (6): 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2019.05.020>

- Yanisley M.L., Yanet M.-P., Miriam A., Fuentes G.O. 2014. Cruzamiento interespecífico entre *Aedes aegypti* y *Aedes albopictus* en el laboratorio. *Revista Cubana de Medicina Tropical* 66 (1): 148–151.
- Ye R., Zhang Z.R., Zhang J., Yu X. 1997. Interspecific hybridization of fleas and systematic significance. *Neopsylla pleskei orientalis* × *Neopsylla teratura*. *Acta Parasitologica and Medical Entomology Sinica* 5 (1): 49–53.

PHENOTYPIC FEATURES OF EXPERIMENTALLY OBTAINED HYBRIDS
OF TWO SUBSPECIES OF *CITELLOPHILUS TESQUORUM*
(SIPHONAPTERA: CERATOPHYLLIDAE)

A. Ya. Nikitin, L. P. Bazanova

Keywords: flea subspecies, hybrids, signs of fitness, morphology, plague causative agent

SUMMARY

In the natural foci of the Siberian plague, the main vectors of the pathogen are two subspecies of *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898): in Transbaikalia – *C. t. sungaris* Jordan, 1929; in Tuva – *C. t. altaicus* Ioff, 1936. The possibility of their reciprocal hybridization has been experimentally established. The time of F1 larvae appearance, the minimum period of metamorphosis and the number of ovarioles in female hybrids varied approximately within the same limits as in the parent subspecies. However, the number of offspring per adult female in F1 and F2 hybrids was ten times less than in the original forms. The study of the imago hybrids morphology based on traits that have no taxonomic significance showed that the level of their phenotypic similarity with each of the subspecies corresponded to the value of this indicator for individuals from natural populations and was significantly higher than the similarity of the two subspecies. An increase in body size was revealed in F1, which is leveled in F2. In experiments on infection of imago hybrids with the causative agent of plague, the formation of proventriculus “blocks” and the transfer of the microbe to laboratory animals were recorded, with higher efficiency than in the original forms.

УДК 576.895.775:574.9/579.842.23

**ПАЛЕАРКТИЧЕСКИЕ ВИДЫ БЛОХ
РОДА *XENOPSYLLA* (SIPHONAPTERA: PULICIDAE),
ПАРАЗИТИРУЮЩИЕ НА ПЕСЧАНКАХ (*RHOMBOMYS*, *MERIONES*),
И ИХ РОЛЬ В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ЧУМЫ**

© 2022 г. С. Г. Медведев^{а,*}, Д. Б. Вержуцкий^{б,**}, Б. К. Котти^{с, d,***}

^а Зоологический институт РАН,

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

^б Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,

ул. Трилиссера, 78, Иркутск, 664047 Россия

^с Северо-Кавказский федеральный университет,

ул. Пушкина, 1, Ставрополь, 355009 Россия

^d Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора,

ул. Советская, 13, Ставрополь, 355035 Россия

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

**e-mail: verzh58@rambler.ru

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

Поступила в редакцию 10.09.2022 г.

После доработки 19.09.2022 г.

Принята к публикации 20.10.2022 г.

В обзоре проанализированы таксономическое разнообразие, особенности распространения и паразито-хозяйных связей блох рода *Xenopsylla* (Pulicidae). Показано, что шесть видов и два подвида блох рода *Xenopsylla*, паразитирующих на песчанках на территории России и сопредельных стран, известны как основные, второстепенные или случайные переносчики чумной инфекции.

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

DOI: 10.31857/S0031184722050039, **EDN:** FHVCCST

Данная статья является очередной в серии публикаций, посвященных анализу особенностей распространения и паразито-хозяйных связей видов блох – активных переносчиков возбудителя чумы. В предыдущих работах (Котти, Жильцова, 2019; Медведев и др., 2019, 2020, 2021, 2022; Медведев, Вержуцкий, 2019; Вержуцкий и др.,

2021) рассмотрены видовой состав, распространение, биоценотические связи и эпизоотологическое значение представителей родов *Citellophilus*, *Oropsylla*, *Rhadinopsylla*, *Neopsylla*, *Frontopsylla* и *Paradoxopsyllus*. Целью настоящей работы является обобщение данных по блохам рода *Xenopsylla*, многие представители которого, паразитируя на песчанках, также известны как основные переносчики чумной инфекции. Как и ранее, в качестве основных задач поставлена оценка особенностей распространения, паразито-хозяйственных связей палеарктических видов данного рода в целом и их отношения к чумной инфекции.

Блохи рода *Xenopsylla*: особенности распространения и паразито-хозяйственных связей

По числу видов род *Xenopsylla* – один из крупных в фауне блох Старого Света. Он насчитывает 75 видов и 10 подвидов, распространенных преимущественно в Афротропической области и субтропической зоне Палеарктической области. Несколько видов обитают в Индо-Малайской и Австралийской областях. В фауне России и сопредельных стран Центральной и Средней Азии род *Xenopsylla*, тяготеющий к полупустынным и пустынным регионам, известен по 10 видам и трем подвидам.

Представители рода паразитируют на широком круге хозяев, включающем сусликов, хомячков рода *Cricetulus*, песчанок, тушканчиков и мышинных (табл. 1). Ряд его видов относятся к синантропным. Так, как и крысиная блоха *Nosopsyllus (N.) fasciatus* (Bosc, 1800), всеветное распространение имеет обитающая на черной и серой крысах в отапливаемых помещениях блоха *Xenopsylla cheopis* (Rothschild, 1903). Космополитическое распространение присуще также *X. brasiliensis* (Baker, 1904).

В общей сложности блохи рода *Xenopsylla* отмечены на 114 видах грызунов 60 родов из шести семейств, из которых виды хомяковых составляют половину (56 видов из 17 родов). Всего же виды этого рода блох были отмечены на 178 видах из 85 родов 19 семейств 10 отрядов млекопитающих. Имеется ряд находок блох этого рода с 18 видов птиц из 15 родов 13 семейств, среди которых, кроме нескольких видов хищных, отмечались воробьинообразные, и, в частности, виды рода *Hirundo* из ласточковых и рода *Oenanthe* из дроздовых. Среди видов рода *Xenopsylla* представлены как узкоспецифичные моноксенные виды, так и виды с очень широким кругом хозяев. В качестве примера последних можно указать блоху *X. conformis* с широким европейско-азиатским-(турано-ирано-центральноазиатским) ареалом, которая, кроме девяти видов песчанок рода *Meriones*, была в общей сложности обнаружена на 62 видах 38 родов восьми отрядов хозяев, включая даже таких случайных как летучие мыши и птицы (табл. 2).

Таблица 1. Типы ареалов и паразито-хозяйинные связи видов рода *Xenopsylla* фауны Афротропической (АФ), Палеарктической (ПА), Индо-Малайской (ИМ) и Австралийской (АВС) зоогеографических областей

Table 1. Types of ranges and host-parasite relations of fleas of the genus *Xenopsylla* in Afrotropical (AT), Palearctic (PA), Indo-Malayan (IM), and Australian (AUS) zoogeographical realm

Типы ареалов	Виды блох	Зоогеографические области				
		АФ	ПА	ИМ	АВС	Космо-политы
Отр. RODENTIA – Грызуны						
Сем. Cricetidae – Хомяковые						
Род <i>Tatera</i> – Гололапые песчанки, татэры						
Восточно-Африканские	<i>Xenopsylla conformis coppensi</i> , <i>X. cornigera</i> , <i>X. difficilis</i> , <i>X. humilis</i> , <i>X. jorgei</i> , <i>X. lobengulai</i> , <i>X. pestanai</i> , <i>X. raybouldi</i> , <i>X. silvai</i> , <i>X. syngenis</i> и <i>X. tanganyikensis</i>	11				
Капские	<i>X. frayi</i> , <i>X. geldenhuysi</i> , <i>X. hipponax</i> , <i>X. mulleri</i> и <i>X. phyllomae</i>	5				
Индийские	<i>X. hussaini</i>			1		
Род <i>Gerbillus</i> – Карликовые песчанки						
Восточно-Африканские	<i>X. bantorum</i> , <i>X. debilis</i>	2				
Капские	<i>X. demeilloni</i> , <i>X. h. hirsute</i> , <i>X. hirsuta multisetosa</i> , <i>X. placidia</i>	4				
Восточно-Средиземноморский	<i>X. dipodilli</i>		1			
Западно-Средиземноморский	<i>X. blanci</i>		1			
Род <i>Meriones</i> – Малые, или гребенщиковые, песчанки						
Иранский	<i>X. buxtoni</i>		1			
Турано-Иранский	<i>X. regis</i>		1			
Род <i>Gerbillurus</i>						
Капский	<i>X. davisi</i> , <i>X. sulcata</i>	2				
Род <i>Desmodillus</i>						
Капско-Восточно-Африканский	<i>X. trifaria</i>	1				
Род <i>Rhombomys</i> – Большие песчанки						
Туранский	<i>X. nuttalli</i>		1			

Типы ареалов	Виды блох	Зоогеографические области				
		АФ	ПА	ИМ	АВС	Космо-политы
Род <i>Ellobius</i> – Слепушонки						
Туранский	<i>X. magdalinae</i>		1			
Род <i>Hypogeomys</i>						
Мадагаскарский	<i>X. petteri</i>	1				
Сем. Dipodidae – Тушканчиковые						
Род <i>Dipus</i> – Мохноногие тушканчики						
Туранский	<i>X. conformis dipodilis</i>		1			
Центрально-Азиатский	<i>X. tarimensis</i>		1			
Сем. Gliridae – Соневые						
Род <i>Graphiurus</i> – Африканские сони						
Капский	<i>X. hamula</i>	1				
Сем. Muridae – Мышиные						
Род <i>Aethomys</i> – Акациевые крысы						
Восточно-Африканский	<i>X. cuisancei, X. georychi, X. torta</i>	3				
Восточно-Африканско-Капский	<i>X. versuta</i>	1				
Капский	<i>X. scopulifer, X. zumpti</i>	2				
Род <i>Saccostomus</i>						
Восточно-Африканский	<i>X. angolensis, X. sarodes manyarensis, X. s. sarodes, X. sarodes serengetiensis</i>	4				
Капский	<i>X. bechuanae</i>	1				
Род <i>Mus</i> – Домовые мыши						
Трансавстралийский	<i>X. australiaca</i>				1	
Малайский	<i>X. nesiotis</i>			1		
Западно-Средиземноморский	<i>X. guancha</i>		1			
Род <i>Acomys</i>						
Восточно-Африканский	<i>X. morgandaviesi</i>	1				
Восточно-Средиземноморский	<i>X. acomydis</i>		1			
Род <i>Parotomys</i> – Иглистые мыши						
Капский	<i>X. occidentalis</i>	1				

		Род <i>Cricetomys</i>				
Восточно-Африканский	<i>X. crinita</i>	1				
		Род <i>Thallomys</i>				
Восточно-Африканский	<i>X. graingeri</i>	1				
		Род <i>Lemniscomys</i>				
Восточно-Африканский	<i>X. robertsi</i>	1				
		Род <i>Melomys</i>				
Папуасский	<i>X. papuensis</i>			1		
		Сем. Sciuridae – Беличьи				
		Род <i>Xerus</i>				
Капский	<i>X. cryptonella</i>	1				
		Сем. Bathyergidae – Землекоповые				
		Род <i>Cryptomys</i>				
Капский	<i>X. philoxera</i>	1				
		Отр. LAGOMORPHA – Зайцеобразные				
		Сем. Leporidae – Зайцевые				
		Род <i>Oryctolagus</i> – Кролики				
Западно-Средиземноморский	<i>X. cunicularis</i>			1		
		Отр. CARNIVORA – Хищные				
		Сем. Canidae – Псовые				
		Род <i>Vulpes</i> – Лисицы				
Восточно-Африканский	<i>X. nubica</i>	1				
Капский	<i>X. eridos, X. piriei</i>	2				
Сахаро-Аравийский	<i>X. taractes</i>			1		
Западно-Средиземноморско-Сахаро-Аравийский	<i>X. conformis mycerini</i>			1		
Туранский	<i>X. g. gerbilli, X. gerbilli minax</i>			2		
Турано-Иранский	<i>X. nesokiae, X. persica</i>			2		
Турано-Ирано-Сахаро-Аравийско-Индийский	<i>X. astia</i>			1		
Центрально-Азиатско-Турано-Иранский	<i>X. c. conformi</i>			1		
		Род <i>Canis</i> – Волки				
Космополитический	<i>X. cheopis</i>				1	

Типы ареалов	Виды блох	Зоогеографические области				
		АФ	ПА	ИМ	АВС	Космо- политы
Сем. Felidae – Кошачьи						
Род <i>Felis</i> – Кошки						
Восточно-Африканский	<i>X. aequisetosa</i>	1				
Западно-Средиземноморско-Сахаро-Аравийский	<i>X. ramesis</i>		1			
Сем. Herpestidae – Мангустовые						
Род <i>Cynictis</i> – Желтые мангусты						
Капский	<i>X. erilli</i>	1				
Космополитический	<i>X. brasiliensis</i>					1
Сем. Mustelidae – Куньи						
Род <i>Mustela</i> – Ласки и хорьки						
Туранский	<i>X. skrjabini</i>		1			
Сем. Viverridae – Виверровые						
Род <i>Genetta</i> – Генеты						
Восточно-Африканский	<i>X. nilotica</i>	1				
Отр. ARTIODACTYLA – Парнокопытные						
Сем. Bovidae – Полорогие						
Род <i>Damaliscus</i> – Лиророгие бубалы						
Космополитический	<i>X. c. cheopis</i>					1
Отр. PRIMATES – Приматы						
Сем. Hominidae – Гоминиды						
Род <i>Homo</i> – Люди						
Сахаро-Аравийский	<i>X. gratiosa</i>		1			
Отр. DASYUROMORPHIA – Хищные сумчатые						
Сем. Dasyuridae – Сумчатые куницы						
Род <i>Dasyercus</i> – Гребнехвостые сумчатые мыши						
Малайско-Папуасско-Центрально-австралийский	<i>X. vexabilis</i>			1		

Отр. APODIFORMES – Стрижеобразные

Сем. Apodidae – Стрижины

Род *Apus* – Стрижи

Туранский	<i>X. hirtipes</i>	1			
-----------	--------------------	---	--	--	--

Отр. PROCELLARIIFORMES – Буревестникообразные

Сем. Procellariidae – Буревестниковые

Род *Puffinus* – Настоящие буревестники

Сахаро-Аравийский	<i>X. gratio</i>	1			
-------------------	------------------	---	--	--	--

Отр. PASSERIFORMES – Воробьинообразные

Сем. Hirundinidae – Ласточковые

Род *Hirundo* – Ласточки

Восточно-Африканский	<i>X. trispinis tenuis</i>	1			
Капский	<i>X. t. trispinis</i>	1			

Сем. Turdidae – Дроздовые

Род *Oenanthe* – Каменки

Туранский	<i>X. gerbilli caspica</i>	1			
-----------	----------------------------	---	--	--	--

Род *Xenopsylla* был выделен в начале прошлого века (Glinkiewicz, 1907) (типовой вид: *X. pachyuromyidis* (Glinkiewicz, 1907) = *X. cheopis* (Rothschild, 1903)). Большая часть видов и подвидов данного рода (59 из 85) была описана пятью авторами в период с 1903 по 1960 г. Так, К. Джордан (K. Jordan) и Н. Ротшильд (N. Rothschild) по отдельности и совместно описали в общей сложности 21 вид и два подвида из Афротропической, Индо-Малайской и Палеарктической областей, Де Мелон (De Meillon) – 12 видов и один подвид из Афротропической области, Ф. Смит (F. Smit) – шесть видов из Афротропической и Палеарктической областей. Отечественный автор И.Г. Иофф (I. Ioff) описал пять видов и два подвида с территории бывшего СССР. При этом на территории Палеарктической области из 18 видов и шести подвидов рода *Xenopsylla* большая часть форм (15 видов и шесть подвидов) были описаны в период с 1903 по 1960 годы; на территории Афротропической области из 44 видов и девяти подвидов 46 форм (39 видов и семь подвидов) – с 1901 по 1964 год; с территории Индо-Малайской области – четыре вида были описаны с 1908 по 1933 год. Следует также отметить, что большая часть подвидов (восемь из 10) были описаны позднее – во второй половине прошлого века, в период с 1950 по 1990 год.

Таблица 2. Типы ареалов видов блох рода *Xenopsylla* и количество таксонов их хозяев – млекопитающих и птиц – в различных зоогеографических областях мира

Table 2. Types of ranges of fleas of the genus *Xenopsylla* and the number of taxa of mammals and birds in different zoogeographical regions

№	Типы ареалов и виды блох	Количество таксонов хозяев			
		Виды	Роды	Семейства	Отряд
Австралийская область					
Трансаавстралийские					
1.	<i>Xenopsylla australiaca</i>	10	5	1	1
Афротропическая область					
Восточно-Африканские					
2.	<i>X. nubica</i>	34	21	9	4
3.	<i>X. bantorum</i>	12	9	4	2
4.	<i>X. pestanai</i>	5	5	2	1
5.	<i>X. morgandavies</i>	4	4	2	2
6.	<i>X. nilotica</i>	4	4	3	2
7.	<i>X. syngenis</i>	4	4	2	1
8.	<i>X. aequisetosa</i>	3	3	3	2
9.	<i>X. debilis</i>	3	3	2	1
10.	<i>X. robertsi</i>	3	3	1	1
11.	<i>X. torta</i>	3	3	1	1
12.	<i>X. cornigera</i>	2	2	2	1
13.	<i>X. crinita</i>	2	2	1	1
14.	<i>X. georychi</i>	2	1	1	1
15.	<i>X. humilis</i>	2	1	1	1
16.	<i>X. jorgei</i>	2	2	2	1
17.	<i>X. angolensis</i>	1	1	1	1
18.	<i>X. conformis coppensi</i>	1	1	1	1
19.	<i>X. cuisancei</i>	1	1	1	1
20.	<i>X. difficilis</i>	1	1	1	1
21.	<i>X. graingeri</i>	1	1	1	1
22.	<i>X. lobengulai</i>	1	1	1	1
23.	<i>X. raybouldi</i>	1	1	1	1
24.	<i>X. sarodes manyarensis</i>	1	1	1	1
25.	<i>X. s. sarodes</i>	1	1	1	1
26.	<i>X. sarodes serengetiensis</i>	1	1	1	1
27.	<i>X. silvai</i>	1	1	1	1
28.	<i>X. tanganyikensis</i>	1	1	1	1

29.	<i>X. trispinis tenuis</i>	1	1	1	1
Восточно-Африканско-Капские					
30.	<i>X. versuta</i>	5	5	2	1
Капские					
31.	<i>X. philoxera</i>	9	8	5	2
32.	<i>X. piriei</i>	7	6	3	2
33.	<i>X. erilli</i>	6	6	4	2
34.	<i>X. eridos</i>	5	4	3	2
35.	<i>X. hipponax</i>	5	5	2	1
36.	<i>X. h. hirsuta</i>	5	4	2	1
37.	<i>X. hirsuta multisetosa</i>	4	4	2	1
38.	<i>X. hirsuta placidia</i>	4	4	2	1
39.	<i>X. zumpti</i>	4	4	1	1
40.	<i>X. frayi</i>	3	2	2	1
41.	<i>X. scopulifer</i>	3	3	1	1
42.	<i>X. davisii</i>	2	2	1	1
43.	<i>X. hamula</i>	2	2	2	1
44.	<i>X. sulcata</i>	2	2	1	1
45.	<i>X. bechuanae</i>	1	1	1	1
46.	<i>X. cryptonella</i>	1	1	1	1
47.	<i>X. demeilloni</i>	1	1	1	1
48.	<i>X. geldenhuysii</i>	1	1	1	1
49.	<i>X. mulleri</i>	1	1	1	1
50.	<i>X. occidentalis</i>	1	1	1	1
51.	<i>X. phyllomae</i>	1	1	1	1
52.	<i>X. trispinis trispinis</i>	1	1	1	1
Капско-Восточноафриканские					
53.	<i>X. trifaria</i>	3	3	1	1
Мадагаскарские					
54.	<i>X. petteri</i>	1	1	1	1
Индо-Малайская область					
Индийские					
55.	<i>X. hussaini</i>	1	1	1	1
Малайские					
56.	<i>X. nesiotis</i>	2	2	1	1
Малайско-Папуасско-Центральноавстралийские					
57.	<i>X. vexabilis</i>	17	10	3	2

№	Типы ареалов и виды блох	Количество таксонов хозяев			
		Виды	Роды	Семейства	Отряд
Папуасские					
58.	<i>X. papuensis</i>	4	4	1	1
Палеарктическая область					
Сахаро-Аравийские					
59.	<i>X. taractes</i>	8	7	5	3
60.	<i>X. gratiosa</i>	4	4	3	2
Восточно-Средиземноморские					
61.	<i>X. dipodilli</i>	6	3	1	1
62.	<i>X. acomydis</i>	1	1	1	1
Западно-Средиземноморские					
63.	<i>X. blanci</i>	6	3	2	1
64.	<i>X. guanacha</i>	2	2	1	1
65.	<i>X. cunicularis</i>	1	1	1	1
Западно-Средиземноморско-Сахаро-Аравийские					
66.	<i>X. ramesis</i>	25	8	8	4
67.	<i>X. conformis mycerini</i>	21	13	6	3
Иранские					
68.	<i>X. buxtoni</i>	2	1	1	1
Туранские					
69.	<i>X. skrjabini</i>	18	12	5	2
70.	<i>X. gerbilli gerbilli</i>	15	11	8	5
71.	<i>X. gerbilli minax</i>	13	9	6	3
72.	<i>X. hirtipes</i>	12	7	5	3
73.	<i>X. magdalinae</i>	4	3	2	1
74.	<i>X. conformis dipodilis</i>	3	3	2	1
75.	<i>X. nuttalli</i>	3	3	2	1
76.	<i>X. gerbilli caspica</i>	2	2	2	2
Турано-Иранские					
77.	<i>X. nesokiae</i>	8	6	4	2
78.	<i>X. persica</i>	2	2	2	2
79.	<i>X. regis</i>	2	2	1	1
Турано-Иранско-Сахаро-Аравийско-Индийские					
80.	<i>X. astia</i>	18	13	5	3
Центрально-Азиатские					
81.	<i>X. tarimensis</i>	2	2	1	1

Центрально-Азиатско-Турано-Иранские					
82.	<i>X. conformis conformis</i>	46	29	15	7
Космополитические					
83.	<i>X. brasiliensis</i>	24	20	6	2
84.	<i>X. cheopis</i>	15	12	6	3
85.	<i>X. cheopis cheopis</i>	53	42	24	11
	Всего	196	100	34	23

Блоху *X. cheopis* можно отнести к одному из наиболее изученных представителей отряда блох. На примере этого вида были подробно изучены особенности строения скелета и мускулатуры груди (Lewis, 1961), а также механизм прыжка блох (Rothschild, Schlein, 1975). Наиболее детальное исследование и описание ультраструктуры пигидия были также выполнены у блохи *X. cheopis* (Иванов, 1993). Пигидий – уникальная структура, присущая только представителям отряда блох. Он находится на дорсальной поверхности 10-го сегмента брюшка, а его нитевидные рецепторные волоски – трихоботрии, и хордотональные сенсиллы способны воспринимать механические стимулы небольшой интенсивности и, в частности, улавливать слабые потоки воздуха и звуковые колебания воздушной среды. В целом, блохи рода *Xenopsylla* характеризуются чертами высокой специализации: компактным, округлым и относительно коротким телом с длинными прыгательными ногами. Блохи этого рода способны очень активно перемещаться по телу хозяина и среди частиц субстрата гнезда и нор.

Следует указать особенности ряда видов рода *Xenopsylla*, распространенных в других регионах мира. Так, например, один вид рода *Xenopsylla* обнаружен на трубконосых (буревестникообразные отряда Procellariiformes) птицах. В частности, на белолицем буревестнике (*Puffinus (=Calonectris) leucomelas* (Temminck, 1836)) паразитирует *Xenopsylla gratiosa* Jordan et Rothschild, 1923. Ареал этого вида блох охватывает обширную территорию от Канарских островов до побережья Туниса. На представителе семейства ласточковых (Hirundinidae), кроме многих видов блох из других родов и семейств, обнаружены блохи *Xenopsylla trispinis* Waterston, 1911. Этот вид, в частности, собран с гигантской (*Hirundo senegalensis* (L., 1766)) и южноафриканской горной (*H. spilodera* Jerdon, 1841) ласточек в Южной Африке.

В Афротропической области различные виды рода *Xenopsylla* указываются как постоянные паразиты мышиных, среди которых представители таких эндемичных родов как *Thomomys*, *Oenomys*, *Arvicanthis* и *Rhodomys*, а также родов

Pelomys, *Lemniscomys* (в частности, барбарийской полосатой мыши (*L. barbarus* (L., 1766)), *Aethomys*, *Praomys* и *Lophuromys* (желтоточечная жесткошерстная мышь *L. flavopunctatus* Thomas, 1888). Афротропические пышнохвостые крысы (подсем. *Cricetomyiinae*) являются основными хозяевами для блох *Xenopsylla scopulifer* (Rothschild, 1905), *X. aequisetosa* (Enderlein, 1901) и *X. crinite* Jordan et Rothschild, 1922, а представитель соневых (Gliridae) – африканская саванная соя (*Graphiurus murinus* (Desmarest, 1822)) – известна как специфический хозяин блохи *X. hamula* Jordan, 1925.

В целом, видам рода *Xenopsylla* присущ 21 тип ареалов (табл. 2). Среди них половину – 10 типов – составляют ареалы палеарктического типа, что обуславливается размерами и ландшафтно-зональным разнообразием этой части Евразии. Ареалы Палеарктического типа присущи 18 видам и шести подвидам, распространенными в аридных зонах. У 10 видов и пяти подвидов ареалы охватывают Турано-Иранскую подобласть (девять из них эндемичные), и у восьми видов и одного подвида Средиземноморскую и, в меньшей степени, Сахаро-Аравийскую. В Сахаро-Аравийской, наиболее бедной по составу фауны блох в Палеарктике, род *Xenopsylla* насчитывает пять видов.

Африканские ареалы видов рода *Xenopsylla* менее разнообразны, но в этой области распространена их большая часть – 44 вида и девять подвидов, которым присущи пять типов распространения. В Индо-Малайской области представлено четыре вида рода *Xenopsylla*, каждый из которых имеет свои тип ареала.

Из 44 афротропических видов рода *Xenopsylla* 25 имеют восточноафриканские ареалы. Эти виды принадлежат к шести группами, среди которых наиболее полно представлены группы «*brasiliensis*» (15 видов, из них девять – восточноафриканские) и «*nilotica*» (12 видов, из них семь – восточноафриканские). Обе эти группы, а также группы «*hirsuta*» и «*trispinus*», являются афротропическими эндемиками. Блохи группы «*nilotica*» тесно связаны с песчанками рода *Tatera*, а группы «*brasiliensis*» – с африканским мышинными.

Из 19 видов рода *Xenopsylla* представители группы «*erilli*» (насчитывает два вида) и «*eridos*» (восемь видов) распространены в Капской подобласти. Эндемиками данной подобласти являются также четыре вида группы «*hirsuta*». Еще один вид из этой группы (*X. petteri* Lumaret, 1962) обитает за пределами Капской подобласти на Мадагаскаре, где его блохи паразитируют на громадном хомяке, или воалаво (*Hypogeomys antimena* A. Grandidier, 1869). Такие виды из группы «*brasiliensis*» как *X. bechuanae* De Meillon, 1947, *X. hamula* Jordan, 1925, *X. scopulifer* (Rothschild, 1905) и *X. zumpti* Haeselbarth, 1963 распространены от Южной до Центральной Африки, а *X. mulleri* De Meillon, 1947 из группы «*nilotica*» обнаружен во всех подобластях Афротропической области. Виды группы «*brasiliensis*» паразитируют на таких мышинных как мешотча-

тые хомяки рода *Saccostomus*, акациевые крысы родов *Aethomys* и *Thallomys*, африканские мыши рода *Thammomys*, африканские сони рода *Graphiurus* и кустарниковые белки рода *Paraxerus*. Прокормителями блох из других, перечисленных выше групп, служат песчанки родов *Gerbillus*, *Tatera* и ряда других.

В фауне Индо-Малайской подобласти представлены паразит индийской песчанки (*Tatera indica* (Hardwicke, 1807)) – блоха *Xenopsylla hussaini* Sharif, 1930. На хищных сумчатых и кольцехвостых кускусах отмечены блохи *X. vexabilis* Jordan, 1925 с Малайско-Папуасско-Центральноавстралийским ареалом. Этот вид отмечен также на различных видах мышиных. Хозяевами блох *X. astia* в этой области служат песчанки родов *Tatera*, *Meriones* и *Gerbillus*. Из других видов группы «*astia*» Малайский тип ареала имеет также блоха мышиных – *X. nesiotis* (Jordan et Rothschild, 1908), а папуасский – паразит мышиных – блоха *X. papuensis* (Jordan, 1933).

В Австралийской области трансавстралийский ареал имеет паразит мышиных – блоха *X. australiaca* Mardon et Dunnet, 1971. Этот же вид известен с тушканчиковых мышей. Два вида рода *Xenopsylla* известны в Австралийской области с девяти видов крыс. Наиболее широко представлен на крысах (восемь видов) указанный выше *X. vexabilis*.

С песчанками тесно связаны около 16 видов рода *Xenopsylla*. Подсемейство песчанок (подсем. Gerbillinae) относится к сем. Muridae. Песчанки распространены в полупустынях, пустынях и саваннах Старого Света: Передней, Средней, Малой, Центральной и Южной Азии, Северном Прикаспии, Аравии и почти по всей Африке. Они представлены 17 родами (Павлинов и др., 1990). Виды и подвиды рода *Xenopsylla* в общей сложности отмечались на песчанках, относимых к 10 родам (Кучерук, Дарская, 1981): *Tatera*, *Gerbilliscus*, *Gerbilurus*, *Desmodillus*, *Gerbillus*, *Pachyuromys*, *Sekeetamys*, *Meriones*, *Psammomys* и *Rhombomys*. При этом в Палеарктике они паразитируют на песчанках родов *Rhombomys* и *Meriones*, в фауне Афротропической области – на татерах (*Tatera*). Средиземноморско-Сахаро-Аравийское распространение имеют паразиты песчанок *Xenopsylla ramesis* (Rothschild, 1904) и паразит мелких млекопитающих – *Xenopsylla astia* Rothschild, 1911.

В фауне России и сопредельных стран из 10 видов рода *Xenopsylla* на песчанках паразитируют семь. Это, в частности, *X. c. conformis* (Wagner, 1903), *X. g. gerbilli* (Wagner, 1903), *X. g. caspica* Ioff, 1950, *X. g. minax* Jordan, 1926, *X. hirtipes* Rothschild, 1913, *X. nuttalli* Ioff, 1930, *X. persica* Ioff, 1946, *X. regis* (Rothschild, 1903) и *X. skrjabini* Ioff, 1930. Все они относятся к преимущественно палеарктической группе видов «*conformis*». Виды *X. nubica*, *X. conformis dipodis* и *X. skrjabini* также часто отмечаются на различных видах тушканчиков (Dipodidae) родов *Jaculus*, *Dipus* и *Paradipus* в открытых ландшафтах Северной Африки, Передней и Средней Азии.

На территории Палеарктики распространен ряд небольших по объему семейств мышиных, ведущих подземный образ жизни. Так, слепушонок рода *Ellobius* относят к подсем. Microtinae или выделяют в самостоятельное подсем. Ellobiinae, или слепушонковых. В роде *Ellobius* выделяют 3–4 вида, распространенных в степной зоне Евразии от Южной Украины до Тувы, Монголии и Северо-Западного Китая. Специфическими паразитами этих зверьков являются *Xenopsylla magdalinae* Ioff, 1935. На территории Кавказа *X. magdalinae* паразитирует на обыкновенной слепушонке (*Ellobius talpinus* (Pallas, 1770)), которая в регионе является единственным представителем рода *Ellobius*. Однако на остальной части своего ареала блоха *X. magdalinae* паразитирует на других видах этого рода.

Представители рода *Xenopsylla*, паразитирующие на песчанках, значительно различаются по частоте питания и яйцекладки в разные сезоны. В экспериментах выявлено, что имаго *X. conformis* при температуре 5–7°C не размножаются и питаются 0.7 раз в сутки, а при повышении температуры до 18–22°C питание учащается до 3.5 раза в сутки (Дарская, 1970). При этом самки совершают 2.0–3.3 кладок яиц. Метаморфоз протекает в норах за счет радиационного прогрева почвы (Дарская, 1977).

Виды рода *Xenopsylla*, паразитирующие на песчанках, – переносчики возбудителя чумы

Ниже приведены сведения о распространении, специфичности паразито-хозяйственных связей видов рода *Xenopsylla* – паразитов песчанок Палеарктики и данные об обнаружении зараженными чумой особей блох в естественных условиях и их эпизоотологическом значении (Ралль, 1960; Каримова, Неронов, 2007; Гончаров и др., 2013; Слудский, 2014).

***Xenopsylla buxtoni* Jordan, 1949**

Иранский, Центральнопалеарктический, Азиатский (несибирский) тип ареала. Ареал: Иран.

Хозяева: малые песчанки рода *Meriones* – персидская (*M. persicus* (Blanford, 1875)), Виноградова (*M. vinogradovi* Neptner, 1931), ливийская, или краснохвостая (*M. libycus* (Lichtenstein, 1823)), переднеазиатская (*M. tristrami* (Thomas, 1892)) (Hopkins et Rothschild, 1953; Klein et al., 1963; Фаранг-Азад, 1972).

Инфицированность возбудителем чумы: обнаружен зараженным в естественных условиях на территории Ирана (Гончаров и др., 2013). Наряду со *Stenoponia insperata* Weiss, 1930 является одним из основных переносчиков в Курдо-Иранском горно-степном очаге (основные носители – песчанки: персидская, малоазийская, краснохвостая и Виноградова), расположенном на северо-востоке Ирака, западной части Ирана и юго-востоке Турции (Варшавский, Козакевич, 1984). Высказано предположение (Каримова, Неронов, 2007), что *Xenopsylla buxtoni* может быть одним из основных переносчиков в Анатолийско-Армянском природном очаге чумы (с основными носи-

телями персидской песчанкой и анатолийским сусликом (*Spermophilus xanthoprimum* (Bennett, 1835)). В Турецко-Сирийском равнинном полупустынно-пустынном очаге чумы, где, вероятно, основными носителями являются несколько видов песчанок, основным переносчиком, скорее всего, также является *Xenopsylla buxtoni* (Каримова, Неронов, 2007).

Xenopsylla conformis (Wagner, 1903)

Сахаро-Аравийско-Турано-Ирано-Центральноазиатский, Северо-Африканско-Азиатский (несибирский), Южно-Транспалеарктический тип ареала. Ареал: Алжир, Тунис, Египет, север Саудовской Аравии, Иордания, Сирия, Иран, Ирак, страны Закавказья, Нижнее Поволжье, Казахстан, пустыни Средней Азии, Афганистан, Внутренняя Монголия до восточной части пустыни Гоби.

Хозяева: малые песчанки рода *Meriones* – Сундавелла (*M. crassus* (Sundevall, 1842)), ливийская, переднеазиатская, Виноградова, тамарисковая (*M. tamariscinus* (Pallas, 1773)), когтистая, или монгольская (*M. unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867)). Другие песчанковые (подсем. Gerbillinae) – дневные песчанки рода *Psammomys*, жирнохвостые песчанка рода *Pachyuromys*, карликовые песчанки рода *Gerbillus*, пушистохвостые песчанка рода *Sekeetamys*, а также индийская голопалая песчанка (*Tatera indica* (Hardwicke, 1807)) (Wagner, Wassilief, 1933; Hoogstraal, Traub, 1965; Фаранг-Азад, 1972; Lewis, 1972, 1967; Cooreman, 1973; Hastriter, Tipton, 1975; Klein et al., 1975 a, b; Misonne, 1977; Beaucournu, Hellal, 1977; Beaucournu, Kowalski, 1985; Beaucournu, Launay, 1990). В общей сложности блохи обнаружены на 38 видах млекопитающих 21 рода из восьми семейств. Кроме случайных находок на птицах и хищных, блохи этого вида отмечались также на ряде других семейств грызунов и, в частности, среди тушканчиковых (Dipodidae) отмечались как хозяева тушканчик Хотсона (*Allactaga hotsoni* Thomas, 1920), тушканчик Северцова (*A. severtzovi* Vinogradov, 1925), тушканчик-прыгун (*A. sibirica* (Forster, 1778)), мохноногий тушканчик (*Dipus sagitta* (Pallas, 1773)), длинноухий тушканчик (*Euchoreutes naso* Sclater, 1891), тушканчик Бланфорда (*Jaculus blanfordi* (Murray, 1884)), а также обыкновенный емуранчик (*Scirtopoda telum* (Lichtenstein, 1823)). Среди беличьих блохи *Xenopsylla conformis* были собраны с тонкопалого суслика (*Spermophilopsis leptodactylus* (Lichtenstein, 1823)), даурского (*Spermophilus dauricus* (Brandt, 1843)) и желтого (*Spermophilus fulvus* (Lichtenstein, 1823)) сусликов.

Подвиды: *X. c. dipodis* – на тушканчиках в Средней Азии. *X. c. mycerini* (Rothschild, 1904) – на песчанке (*Gerbillus campestris* (Loche, 1867)) в Египте, Алжире, Тунисе, Сирии. *X. c. conformis* – на песчанках в Северной Африке, Передней (Сирийская пустыня и север Саудовской Аравии), Средней и Центральной Азии, Казахстане (Тифлов и др., 1977; Lewis, Lewis, 1990).

Среднегодовые индексы обилия этого подвида на краснохвостой песчанке в Закавказском равнинно-предгорном очаге чумы составляют 0.2–1.3 (Природные..., 2004). Изучение многолетней динамики численности этого вида в Закавказском равнинно-предгорном очаге чумы (Ширанович и др., 1977) позволило установить, что в наибольшей степени на блох влияли погодные условия – в теплые и сухие годы численность имаго *X. c. conformis* была достоверно выше, чем в дождливые и холодные. При этом для развития эпизоотий чумы в данном природном очаге численность рассматриваемого вида оказалась одним из определяющих факторов.

Блохи этого вида в условиях эксперимента питались на белых мышах в среднем один раз в двое суток, что значительно реже, чем у крысиных блох (*Xenopsylla cheopis* и *Nosopsyllus fasciatus* (Bosc, 1800)). У большинства имаго проводили второе кровососание в течение одних суток после первого, но существенно чаще, чем у блох малого суслика (через четверо суток у *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898)) пившими были 70.0% особей, а у *Neopsylla setosa* (Wagner, 1898) – 42.3% (Новокрещенова и др., 1968б).

Инфицированность возбудителем чумы: данный подвид считается основным переносчиком чумы в Закавказье – в Приараксинском низкогорном очаге (основной носитель – песчанка Виноградова). В Копетдагском пустынном очаге чумы (основные носители – большая и краснохвостая песчанки) этот подвид является одним из двух основных переносчиков инфекции, наряду с *X. nuttalli* Ioff, 1930. В Волго-Уральском пустынном (основные носители – полуденная и гребенщикова песчанки), а также в Закавказском равнинно-предгорном очаге (основной носитель – краснохвостая песчанка) *X. c. conformis* также один из двух основных переносчиков, вместе с блохой *Nosopsyllus laeviceps* (Wagner, 1909) (Природные..., 2004; Каримова, Неронов, 2007). В Урало-Эмбинском, Каракумском, Муюнкумском и Таукумском пустынных и Прикаспийском песчаном природных очагах чумы *X. c. conformis* является второстепенным переносчиком инфекции. В Прибалхашском пустынном очаге блохи этого подвида паразитируют преимущественно на полуденной песчанке и относятся к случайным переносчикам (Природные..., 2004; Каримова, Неронов, 2007). В Волго-Уральском песчаном очаге чумы при изучении особенностей течения эпизоотий в 1997–1999 г. установлено, что индексы доминирования и индексы обилия блохи *X. conformis* на эпизоотических участках были статистически выше, чем на участках, где эпизоотий не выявляли (Сараев и др., 2019).

В Ирано-Афганском низкогорном пустынном очаге чумы (основные носители – большая и краснохвостая песчанки) данный подвид, вероятно, является одним из двух основных переносчиков инфекции, наряду с *X. nuttalli* (Варшавский, Козакевич, 1984; Каримова, Неронов, 2007).

В экспериментальных условиях, приближенным к естественным в норах большой песчанки (температура +4°C, относительная влажность 80–95%), в серии опытов доказана способность большей части взятых в эксперимент блох *X. conformis* сохранять в своем организме чумной микроб до 122 дней (срок наблюдений) и передавать возбудитель интактным зверькам (Акиев и др., 1968). В лабораторных условиях показана способность этих блох образовывать блок преджелудка у 54–86% от всех зараженных особей (Мокриевич и др., 1983).

В экспериментах при содержании инфицированных блох, проведенных в разные сезоны года при температуре от 12 до 22°C, уровень блокообразования у данного вида составлял: при кормлении на белых мышках 50–84.6%, на тамарисковых песчанках – 27.2–37.0%; на краснохвостых песчанках – 36.0–65.3%. Средний срок жизни блокированных блох составлял 2.3 суток (Загнибородова и др., 1979; Ващенко, 1984).

***Xenopsylla gerbilli* (Wagner, 1903)**

Туранский, Центральнопалеарктическо-туранский тип ареала. Ареал: Передняя, Средняя и Центральной Азии от Каспия до Южной Монголии и Северного Китая.

Паразитирует на песчанках, главным образом, на большой песчанке (*Rhombomys opimus* (Lichtenstein, 1823)) (Hopkins, Rothschild, 1953; Иофф и др., 1965). Блохи *Xenopsylla gerbilli* обнаружены на малом тушканчике и тушканчике Северцова, а также на тонкопалом и желтом суслике.

Подвиды: *Xenopsylla gerbilli* (Wagner, 1903) – южные районы Туркмении и Узбекистана, Иран; *X. caspica* Ioff, 1950 – Средняя Азия; *X. minax* Jordan, 1926 – Средняя Азия, Казахстан, Китай.

***Xenopsylla gerbilli caspica* Ioff, 1950**

Ареал: Средняя Азия, центральная часть пустынных ландшафтов, на севере и на юге региона почти не встречается (Иофф и др., 1965).

В Северных Кызылкумах прослежены закономерности жизнедеятельности этой блохи в пределах микробиотопа большой песчанки (Климова, 1972). Всего использованы данные по раскопке 210 нор большой песчанки и очесу 807 зверьков, с которых собрано было 64579 имаго *X. gerbilli caspica*. Установлено, что сезонный ход численности характеризуется двумя пиками – в июне-начале июля и в октябре-ноябре. Размножение начинается в марте, первые молодые блохи появляются в мае. При первом пике численности количество имаго на одну нору большой песчанки достигает 1085–3010 насекомых (в среднем 671.4). В это же время молодые блохи массово мигрируют ко входам нор и на поверхность, где их скопления достигают нескольких сотен особей. Далее, в течение лета, численность имаго снижается, достигая годового минимума в сентябре. В октябре-ноябре размножающиеся самки встречаются единично, подавляющее большинство имеет развитое жировое тело и реже питается.

В это время наблюдается второй пик численности, с увеличением количества имаго на одну колонию в 1057–2134 особей (в среднем 520 блох на нору).

Показательно сезонное распределение блох по микробиотопу. Летом, при крайне высоких наружных температурах воздуха и некомфортной температуре в нижних горизонтах норы (на глубине 320 см этот показатель колеблется в пределах 11–16°C) большинство блох концентрируется в кормовых камерах большой песчанки (72.5% особей). На хозяевах находится 25.1% блох и лишь 1.7% встречаются в верхних ходах норы. Осенью, когда глубинные горизонты почвы прогреваются до 17.2–17.6°C, песчанки подготавливают норы к зимнему сезону. В это время основная часть блох (88.5%) находится в кормовых камерах, остальные распределялись между нижними ходами (2.4%), зимовочными гнездами (5%) и хозяевами (4.1%). Зимой, в гнездовых камерах, расположенных в нижнем глубинном поясе, сосредотачивается 75.6% всех имаго, в кормовых камерах, находящихся ближе к поверхности, находится только 13.6% этих насекомых. В весенний период поверхность почвы нагревается, и основная часть блох мигрирует в кормовые камеры (66.9%), остальные по большей части распределяются между хозяевами (11.6%) и выводковыми гнездами (8.3%). Специально подчеркивается, что подобная сложность поведения блох этого вида в плане изменения предпочитаемой части используемого микробиотопа должна учитываться при проведении учетных работ по оценке численности блох рода *Xenopsylla* (Климова, 1972).

В сериях масштабных опытов показано, что в апреле около 15% блох данного подвита одновременно находится в шерсти больших песчанок, в осенний период этот показатель снижается до 7%. Средний период нахождения блохи в шерсти зверька составляет в апреле 7.2 часа, в октябре – 16.8 часа (Солдаткина, Легошина, 1968).

Инфицированность возбудителем чумы: обнаружен зараженным в естественных условиях (Приаралье) (Гончаров и др., 2013). В Каракумском пустынном очаге чумы подвид является одним из трех основных переносчиков, наряду с *X. g. gerbilli* и *X. hirtipes* (Каримова, Неронов, 2007). По другим данным данный подвид выступает в роли основного переносчика только на Сарыкамьшском участке Каракумского пустынного очага и на большинстве участков (кроме крайнего севера) Кызылкумского пустынного очага (Природные..., 2004).

В условиях эксперимента при кормлении на белых мышах уровень блокообразования у этой блохи варьировал при 18–20°C от 8.8 (осенью) до 28.8% (весной). При содержании в условиях более высокой температуры (22–24°C) данный показатель составил 41.0% (Ващенко, 1984).

Были изучены особенности блокообразования и инфекционного потенциала у блох *X. gerbilli caspica*, взятых из разных популяций в Кызылкумском природном очаге чумы (Сержанов и др., 1979). Для опытов использован местный вирулентный штамм

чумы, подкормки проводили на белых мышах. Блохи для экспериментов собраны с колоний большой песчанки из аллювиальной равнины старого русла Сыр-Дарьи (урочище Достанбек), грядово-ячеистых песков центральной части очага (урочище Жалаулы) и побережья Аральского моря (урочище Шеймахан). Первый участок характеризовался короткими межэпизоотическими периодами (3–4 года) и стойким сохранением эпизоотий чумы, во втором эпизоотии протекали лишь периодически и имели эфемерный характер, на третьем участке возбудитель чумы не обнаруживался. В результате проведенных опытов было установлено, что инфекционный потенциал у блох из разных популяций неодинаков. У блох достанбекской популяции интенсивность блокообразования оказалась значительно выше (54%), чем у насекомых из жалаулинской популяции (40%) и шейхаманской (21%). Блохи *X. gerbilli caspica* из достанбекской и жалаулинской популяций оказались способными к длительному сохранению возбудителя чумы в своих организмах. Так, на 32-е сутки эксперимента (срок наблюдения) у достанбекской группы заблокированными оказалось 12.5% блох, у жалаулинской – 2.5%, у шейхаманской популяции образование блоков полностью прекратилось на 28-е сутки.

***Xenopsylla gerbilli gerbilli* (Wagner, 1903)**

Ареал: южные и западные районы Туркмении и Узбекистана, Иран (Иофф и др., 1965; Фаранг-Азад, 1972).

В Центральных Кызылкумах имаго паразитирует на больших песчанках в течение всего года. Численность вида значительно варьирует по сезонам и годам – от 1.0 до 8.3 на одну песчанку и от 1.0 до 96.2 на одну колонию. Максимум численности приходится на период с февраля по апрель. Размножение происходит в течение всего года. Массовый выплод молодых блох регистрируется с июня по декабрь. В сравнении с *X. hirtipes* проявляют несколько большую привязанность к хозяину (Загнибородова, 1968).

Инфицированность возбудителем чумы: обнаружен зараженным в естественных условиях на территории Туркмении (Гончаров и др., 2013). Является основным переносчиком на участке юго-востока Каракумов в Каракумском пустынном очаге чумы (Природные..., 2004). Относится к второстепенным переносчикам в Копетдагском пустынном очаге чумы и случайным, в силу низкой численности, в Таукумском пустынном очаге (Природные..., 2004).

***Xenopsylla gerbilli minax* Jordan, 1926**

Ареал: Средняя Азия, Казахстан, Китай (Иофф и др., 1965).

В Бетпакалинском природном очаге чумы (Южно-Казахстанская и Карагандинская области Республики Казахстан) основными носителями считаются два вида – большая и краснохвостая песчанка (Природные..., 2004). Среди 110 штаммов воз-

будителя чумы, полученных от грызунов за период с 1983 по 2013 г., от этих видов изолировано 51 и 54 культуры чумного микроба, соответственно. Из 90 штаммов, выделенных от блох, 67% получено от блох большой песчанки. Среди трех выделяемых ландшафтно-эпизоотологических районов (ЛЭР) в Шолакеспинском основными переносчиками считаются *X. gerbilli minax* и *Coptosylla lamellifer* (Wagner, 1895); в Западном Бетпакдалинском *Xenopsylla gerbilli minax*, *Coptosylla lamellifer* и *Nosopsyllus laeviceps*; в Каракойынском – *Xenopsylla skrjabini* и *Coptosylla lamellifer*, а *Xenopsylla gerbilli minax* на его территории вообще не встречается (Сажнев и др., 2018).

Подвид является основным переносчиком на участке песков Арыскумы (Зааральский песчаный очаг) и в Муюнкусском песчаном очаге чумы. В Прибалхашском пустынном очаге данный подвид играет роль одного из трех основных переносчиков чумы, наряду с *X. skrjabini* и *X. hirtipes* (Природные..., 2004).

При экспериментальном заражении 61 особи больших песчанок блохами данного подвида, инфицированными чумой, 41 грызун погиб, в 17 случаях от павших зверьков удалось выделить чистую культуру чумного микроба (Бибикова и др., 1968а). При кормлении инфицированных блох этого вида на белых мышах при температуре 22–24°C уровень блокообразования составил 50.0%. Инфицированные блохами большие песчанки погибали от генерализованной инфекции в 20.0–28.3%, полуденные песчанки – в 7.2% случаев (Ващенко, 1984).

***Xenopsylla hirtipes* Rothschild, 1913**

Туранский, Азиатско (несибирские), Центральнопалеарктическо-туранский тип ареала. Ареал: Средняя Азия и Китай (Синьцзян-Уйгурский автономный район).

Хозяева: паразитирует, преимущественно, на большой песчанке, реже встречаясь на других мелких млекопитающих – представителях пустынной фауны Средней и Центральной Азии. В частности, был собран с таких видов песчанок как *Meriones chengi* Wang, 1964 и *M. erythrorus* (Gray, 1842), полуденной (*M. meridianus* (Pallas, 1773)), тамарисковой и когтистой песчанок, а также с тонкопалого и желтого сусликов.

Предпочитает биотопы с закрепленными и слабо закрепленными песками, на участках с твердым грунтом встречается редко (Июфф и др., 1965; Гончаров и др., 1989; The Atlas..., 2000; Гончаров и др., 2013).

В Центральных Кызылкумах имаго паразитирует на больших песчанках в течение всего года. Численность вида значительно варьирует по сезонам и годам – от 0.8 до 8.5 на одну песчанку и от 0.8 до 122.2 на одну колонию. Максимум численности приходится на период с февраля по апрель. Размножение происходит в течение всего года. Массовый выплод молодых блох регистрируется с июня по декабрь (Загнибородова, 1968).

Инфицированность возбудителем чумы: основной переносчик на большинстве участков Каракумского и Каракумского песчаных очагов чумы и второстепенный в Муюнкумском песчаном очаге. В Таукумском пустынном очаге чумы данный вид является одним из двух основных переносчиков инфекции, наряду с *X. skrjabini*. В Прибалхашском пустынном очаге *X. hirtipes* – один из трех основных переносчиков чумы, наряду с блохами *X. skrjabini* и *X. gerbilli minax* (Природные..., 2004; Каримова, Неронов, 2007).

В условиях эксперимента инфицированные чумой блохи этого вида выживали при температуре 8–10°C около одного месяца, при 20–22°C – 17.3 дня, при 25–28°C – 7.2 дня. При этом блохи, содержащиеся при низкой температуре, не образовывали блока преджелудка, а среднее число микробных клеток на одну блоху составляло 391755. При температуре 20–22°C за подкормку блокировалось 2% взятых в опыт блох с содержанием возбудителя в одном насекомом в среднем 811627 микробных клеток (максимальный показатель – 22.6 млн м. к.). При культивировании в условиях высоких температур блокировалось 5.2% всех блох, но число микробных тел на одну особь составляло лишь 19645 (Бибикова и др., 1968а).

В нескольких экспериментах, при содержании при температуре 11–22°C и подкормках на белых мышах, инфицированные чумой блохи *X. hirtipes* образовывали блоки от 51.2 до 75.5% случаев, при подкормках на больших песчанках – от 51.0 до 65.0% (Загнибородова и др., 1979). Это свидетельствует о незначительном влиянии фактора прокормителя в сезонном аспекте формирования агрегированных форм чумного микроба. Средний срок жизни блокированных блох этого вида составлял 2.1 суток.

***Xenopsylla hussaini* Sharif, 1930**

Ирано-Индийский, Центрально-Палеарктическо-Западно-Индо-Малайский тип ареала. Ареал: Иран, Северная Индия.

Основным прокормителем этой блохи является индийская голопалая песчанка (Hopkins et Rothschild, 1953; Фаранг-Азад, 1972).

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

***Xenopsylla nuttalli* Ioff, 1930**

Туранский, Азиатский (несибирский), Центральнопалеарктическо-Туранский тип ареала. Ареал: Передняя, Средняя Азия и Казахстан. От предгорий западной части Копет-Дага до южных частей Устюрта и от побережья Каспия до Заузбойского плато на востоке (Иофф и др., 1965).

Хозяева: на большой песчанке в западной части ее ареала, а также с тонкопалого и желтого сусликов.

Инфицированность возбудителем чумы: обнаружен зараженным в естественных условиях на территории Туркмении (Гончаров и др., 2013). На участке Красноводского

плато Каракумского пустынного очага чумы является одним из двух основных переносчиков вместе с *X. hirtipes* (Природные..., 2004). В Копетдагском пустынном очаге чумы данный вид является одним из двух основных переносчиков инфекции, наряду с *X. conformis* (Природные..., 2004). В Ирано-Афганском низкогорном пустынном очаге чумы (основные носители – большая и краснохвостая песчанки) данный вид, вероятно, один из двух основных переносчиков инфекции, наряду с *X. c. conformis* (Варшавский, Козакевич, 1984; Каримова, Неронов, 2007).

В нескольких экспериментах при содержании при температуре 11–22°C и подкормках на белых мышах инфицированные чумой блохи *X. nuttalli* образовывали блоки от 47.5 до 78.0% случаев, при подкормках на больших песчанках – от 28.3 до 67.0% (Вашенок, 1984). В опытах, проведенных в летний период с подкормками насекомых на белых мышах, при достаточно большой выборке (200 особей) у этого вида был получен уровень блокообразования в 100% (Загнибородова и др., 1979). Продолжительность блокообразования у блох *X. nuttalli* составила от 2 до 12 суток. Блокированные блохи жили в среднем 2.7 суток.

***Xenopsylla persica* Ioff, 1946**

Турано-Иранский, Азиатский (несибирский), Центральнопалеарктический тип ареала. Ареал: Туркмения и Афганистан – горы Большой Балхан, Копет-Даг, предгорья Паропамиза.

Хозяева: основной хозяин – краснохвостая персидская песчанка (Иофф и др., 1965; Фаранг-Азад, 1972).

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

***Xenopsylla regis* (Rothschild, 1903)**

Турано-Иранский, Азиатский (несибирский), Центральнопалеарктический тип ареала. Ареал: Передняя и Средняя Азия – Йемен, Туркмения.

Хозяева: преимущественно на королевской песчанке (*Meriones rex* Yerbury et Thomas, 1895). Известен также с большой песчанки (Иофф и др., 1965; Lewis, Lewis, 1990).

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

***Xenopsylla skrjabini* Ioff, 1930**

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

Хозяева: преимущественно на большой песчанке, попадает в сборы с других видов мелких млекопитающих, свойственных фауне бореальных пустынь и полупустынь Палеарктики. Находки также имеются с хомяка Эверсмана (*Cricetulus evermanni* (Brandt, 1859)) и серого хомячка (*C. migratorius* (Pallas, 1773)), полуденной, тамари-

сковой и когтистой песчанок, а также большой песчанки и тарбаганчика (*Pygeretmus pumilio* (Kerr, 1792)), малого суслика (*Alactagulus pygmaeus* (Pallas, 1779)), гобийского тушканчика (*A. bullata* G. Allen, 1925), тушканчика-прыгуна, пятипалого карликового тушканчика (*Cardiocranius paradoxus* Satunin, 1903), мохноногого тушканчика, обыкновенного емуранчика и желтого суслика (Иофф и др., 1965; Гончаров и др., 1989; The Atlas..., 2000).

В Урало-Эмбинском природном очаге чумы среднемноголетняя численность оценивается в 1000–1200 имаго на 1 га, в Приаральско-Каракумском – в 500–600 имаго на 1 га (Природные..., 2004). В условиях Приаральских Каракумов показано (Золотова и др., 1975), что средняя численность этого вида по годам значительно варьирует. Так, в 1969 г. она составляла 2490 блох на 1 га, в 1970 г. она снизилась почти вдвое (1796 особей на 1 га), а в 1971 г. сохранилась почти на уровне предыдущего года (1431 блоха). При наблюдениях за генеративной активностью данного вида установлено, что ранняя и теплая весна вызывает массовое включение блох в размножение. Холодная и затяжная весна сдвигает начало размножения на более поздние сроки. Откладка яиц продолжается в течение всего теплого периода года – с апреля по сентябрь, максимальные показатели отмечаются в мае, в сентябре откладываются яйца только единичные блохи (Золотова и др., 1975).

Характерными особенностями *Xenopsylla skrjabini* в условиях Урало-Эмбинского природного очага чумы были достаточно стабильная, по сравнению с другими представителями рода *Xenopsylla*, численность и преимущественная концентрация в верхних горизонтах нор большой песчанки (Старожицкая, 1970). По представленным данным, подавляющее большинство имаго этого вида встречается по ходам на глубине 20–50 см от поверхности и даже зимой этот вид не обнаруживается глубже 70 см.

Инфицированность возбудителем чумы: в Урало-Эмбинском, Северо-Приаральском, Приаральско-Каракумском, Зааральском (участок Дарьялыктакыр), Мангышлакском, Устюртском и Предустюртском пустынных очагах чумы является единственным основным переносчиком инфекции. В Кызылкумском пустынном очаге считается основным переносчиком в северной его части (в пределах Республики Казахстан). В Таукумском пустынном очаге чумы данный вид является одним из двух основных переносчиков инфекции, наряду с *X. hirtipes*. В Прибалхашском пустынном очаге данный подвид является одним из трех основных переносчиков чумы, наряду с *X. gerbilli minax* и *X. hirtipes*. В силу невысокой численности отмечен как второстепенный переносчик в Муюнкумском песчаном очаге чумы (Природные..., 2004; Каримова, Неронов, 2007; Гончаров и др., 2013).

В Монголии, среди 46 описанных природных очагов чумы (Вержущкий, Адыясурэн, 2019), в подавляющем большинстве эпизоотический процесс обеспечивается

сурками и их блохой *Oropsylla silantjewi* (Wagner, 1898). Только два очага полностью связаны с песчанками – Южно-Гобийский (основной носитель – большая песчанка) и Замын-Удский (основной носитель – монгольская песчанка). В первом единственном основном переносчиком является блоха *Xenopsylla skrjabini*, во втором – к основным переносчикам относят *X. skrjabini*, *Nosopsyllus laeviceps* и *Neopsylla pleskei* Ioff, 1928.

Замын-Удский природный очаг чумы является трансграничным, на территории Китая он обозначается как Эрлянский. Считается, что перечисленные для монгольской части очага виды блох также являются основными переносчиками на китайской стороне, но по соотношению выделяемых культур на первом месте стоит *Nosopsyllus laeviceps* (34.4% от всех выделенных от эктопаразитов штаммов чумного микроба), на втором – *Xenopsylla conformis* (24.7%) и на третьем – *Neopsylla pleskei* (6.0%).

Среди других природных очагов чумы в Китае имеется еще один природный очаг песчаночьего типа – Джунгарский песчаный, где наиболее массовый вид грызунов (большая песчанка) является и основным носителем чумы. Здесь единственным основным переносчиком считается *Xenopsylla skrjabini*. На большую песчанку и этот вид блох приходилось 92.3% от всех штаммов возбудителя чумы, выделенных в этом очаге (Вержущий, 2022). Кроме того, в Китае имеется ряд очагов чумы крысиного типа, с основным переносчиком *X. cheopis*, эти очаги будут рассмотрены в отдельной публикации.

На территории Приаральско-Каракумского природного очага чумы, численность данного вида стабильна и оценивается в 35–70 тысяч имаго на 1 км² (Айсауэтов и др., 2019).

В опытах при содержании 238 блох этого вида при температуре 14–16°C и кормлении через 3–4 дня на больших песчанках и малых сусликах уровень блокообразования составил 24.7%, при ежедневных (или через день) подкормках 132 блох этот показатель достиг 54.0%. При содержании в условиях более высокой температуры (20–24°C) картина изменилась – при подкормках через три дня в опыт взято 212 блох) блокировалось 62.0% особей, при ежедневных или через день в опыте задействовано 131 блоха) – уровень блокообразования снизился до 45.9% (Бибиковой и др., 1968б).

В опытах показано, что уровень блокообразования у блох этого вида при содержании от 16.0 до 21.0°C в существенной степени зависел от длительности подкормок насекомых – при увеличении продолжительности подкормки с 3 до 18–24 часов и сокращении интервала между подкормками с двух до одних суток число заблокированных особей возрастало с 20–40 до 80%. При условиях питания, близких к природным, этот показатель был близок к 50%, практически не меняясь по сезонам. При этом при кормлении на белых мышах уровень блокообразования в разных опытах варьировал от 50.0 до 98.5%, при подкормках на больших песчанках – от 16.4 до 81.5% (Новокрещенова и др., 1968а).

ОБСУЖДЕНИЕ

Роль каждого вида блох в природном очаге чумы может быть оценена по совокупности данных. Наибольшее значение при этом придают паразитированию имаго на основных носителях чумы, частоте и регулярности встреч зараженных возбудителем особей в природе, сезонности существования имаго, активности их нападения на хозяев, питания и размножения, способности трансмиссии возбудителя чумы.

Сведения о представителях рода *Xenopsylla*, паразитирующих на песчанках, основаны, главным образом, на данных о распределении имаго между телом хозяина и его убежищем. В природе в холодное время года имаго *Xenopsylla* неактивны и находятся в ходах нор песчанок, а весной с наступлением тепла начинают интенсивно нападать на хозяина.

В 18 природных очагах чумы песчаночьего типа на территории России и сопредельных стран блохи рода *Xenopsylla* являются основными переносчиками (табл. 3). Это, в частности, блоха *X. skrjabini* в Урало-Эмбинском пустынном, Предустюртском пустынном, Устюртском пустынном, Северо-Приаральском пустынном, Арыкумско-Дарьялыктакырском (Зааральском) пустынном, Мангышлакском пустынном, Приаральско-Каракумском пустынном, Прибалхашском пустынном, Такумском пустынном очагах; *X. hirtipes* – в Каракумском пустынном очаге; *X. g. gerbilli* – в Копетдагском пустынном очаге; *X. g. minax* – в Бетпакдалинском и Мойынкумском пустынном очагах; *X. conformis* – в Волго-Уральском песчаном, Приараксинском низкогорном и Закавказском равнинно-предгорном очагах; *X. gerbilli* – в Арыкумско-Дарьялыктакырском пустынном очаге. Только в Прикаспийском песчаном очаге основной переносчик – это *Nosopsyllus laeviceps* (Кадастр..., 2016).

Естественная зараженность возбудителем чумы отмечена для 13 видов рода *Xenopsylla* – паразитов песчанок: *Xenopsylla astia*, *X. buxtoni*, *X. c. conformis*, *X. eridos* (Rothschild, 1904), *X. gerbilli caspica*, *X. g. gerbilli*, *X. g. minax*, *X. h. hirsuta* Ingram, 1928, *X. hirtipes*, *X. nubica* (Rothschild, 1903), *X. nuttalli*, *X. philoxera* Hopkins, 1949, *X. piriei* Ingram, 1928, *X. skrjabini*, *X. versuta* Jordan, 1925.

Способность передавать возбудителя чумы в эксперименте установлена для *X. astia*, *X. skrjabini*, *X. hirtipes*, *X. nuttalli*, *X. conformis*, *X. gerbilli caspica* и *X. minax*. Они относятся к высокоактивным переносчикам, за исключением активного переносчика *X. astia* (Ващенко, 1988, 1997). В песчаночьих очагах, для которых характерна наибольшая интенсивность эпизоотий весной и осенью, роль основного переносчика отводят блохам рода *Xenopsylla*, в соответствии с их высокой численностью, круглогодичным паразитированием на основном носителе и способностью активно передавать возбудителя.

Таким образом, блохи рода *Xenopsylla* участвуют в эпизоотическом процессе во многих природных очагах чумы (всего их описано более ста), входя в пул основных переносчиков, обеспечивая непрерывность эпизоотического процесса.

Таблица 3. Значение видов рода *Xenopsylla* как основных (О), второстепенных (В), случайных (С) переносчиков возбудителей чумы в природных очагах разных типов на территории России и сопредельных стран

Table 3. Significance of species of the genus *Xenopsylla* as the main (M), secondary (B), and occasional (C) vectors of plague pathogens in natural foci in the territory of Russia and adjacent countries

Название очага	<i>X. conformis</i>	<i>X. gerbilli</i>	<i>X. hirtipes</i>	<i>X. magdalinæ</i>	<i>X. minax</i>	<i>X. nuttalli</i>	<i>X. skrjabini</i>
Кавказ и Закавказье							
Песчаночьи очаги							
Бозчельский равнинно-предгорный	О						
Гянджа-Казахский равнинно-предгорный	О						
Джейранчельский равнинно-предгорный	О						
Иорский равнинно-предгорный	О						
Кобыстанский равнинно-предгорный	О						
Мильско-Карабахский равнинно-предгорный	О						
Приараксинский низкогорный	С, О						С
Северо-Западный и Северный Прикаспий							
Песчаночьи очаги							
Волго-Уральский песчаный	О						
Прикаспийский песчаный	С						
Сусликовые очаги							
Зауральский степной	С						С
Казахстан							
Песчаночьи очаги							
Бетпакалинский пустынный	С				С		С
Илийский межгорный	С		О		О		О
Приалакольский низкогорный	С				О		О
Средняя Азия							
Песчаночьи очаги							
Зааральский пустынный	С	С	С		О		О
Каракумский пустынный	С	С	С			С	
Копетдагский пустынный	О	С				О	

Кызылкумский пустынный	С	В, С	В, С	С			В, С
Мангышлакский пустынный	В					С	О
Мууюнкумский пустынный (=Мойынкумский)	С	С	С		О	С	Е
Предустюртский пустынный	С						О
Приаральско-Каракумский пустынный	С	С	С				О
Прибалхашский пустынный	С	С	О		О		О
Северо-Приаральский пустынный	С	С					С
Таукумский пустынный	С		О		О		О
Урало-Эмбенский пустынный	В						О
Устюртский пустынный	С	О					О

Подводя итоги, можно заключить, что блохи рода *Xenopsylla* выполняют ведущую роль в эпизоотическом процессе во многих природных очагах чумы на территории Средней и Центральной Азии, Ближнего Востока. Наиболее древние связи с возбудителем чумы, вероятно, имеют блохи сурков рода *Oropsylla* (Медведев, Вержуцкий, 2019). Представители рода *Xenopsylla* столкнулись с этим патогеном в более позднее время, но их экологические и физиологические особенности оказались исключительно благоприятными для существования чумного микроба, что, в значительной степени определило широкое распространение возбудителя путем транспортировки зараженных блох этого рода и их прокормителей по многим регионам планеты во время третьей пандемии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) и Ставропольского противочумного института при финансовой поддержке темы Министерства науки и высшего образования «Современные основы систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. Регистрационный номер 122031100263-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айсауытов Б.Н., Толенбай Г.К., Бекжан Г.Е., Жадырасын С.Д., Суйндиков Е.А., Сердалы Ш.Ш., Айхожаев А.Т., Жасмамбет М.Б. 2019. Данные многолетнего мониторинга за чумой Казалинским ПЧО. Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане 1 (38): 42–45. [Ajsauytov B.N., Tolenbaj G.K., Bekzhan G.E., Zhadyrasyn S.D., Sujndikov E.A., Serdaly Sh.Sh., Ajhohaev A.T., Zhasmambet M.B. 2019. Dannye mnogoletnego monitoringa za chumoj Kazalinskim PCHO. Karantinnye i zoonoznye infekcii v Kazahstane. 1 (38): 42–45. (in Russian)].

- Акиев А.К., Деревянченко К.И., Лалазаров Г.А., Новикова Е.И. 1968. Сохранение возбудителя чумы в блохах *Xenopsylla conformis* в зимний межэпизоотический сезон. Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 211–216. [Akiev A.K., Derevyanchenko K.I., Lalazarov G.A., Novikova E.I. 1968. Sohranenie vozбудitelya chumy v blohah *Xenopsylla conformis* v zimnij mezhepizooticheskiy sezon. Gryzuny i ih ektoparazity. Saratov, 211–216 (in Russian)].
- Бибикова В.А., Анисимова Т.И., Егорова Р.П., Айкимбаев М.А., Волохов В.А. 1968а. К вопросу об эпизоотологической роли блох песчанок. Сообщение 2. *Xenopsylla hirtipes* et *X. gerbilli minax*. Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 222–227. [Bibikova V.A., Anisimova T.I., Egorova R.P., Ajkimbaev M.A., Volohov V.A. 1968a. K voprosu ob epizootologicheskoy roli bloh peschanok. Soobshchenie 2. *Xenopsylla hirtipes* et *X. gerbilli minax*. Gryzuny i ih ektoparazity. Saratov, 222–227. (in Russian)].
- Бибикова В.А., Медведевских В.И., Данков С.С. 1968б. К вопросу об эпизоотологической роли блох песчанок. Сообщение 4. *Xenopsylla skrjabini*. Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 228–232. [Bibikova V.A. Medvedevskih V.I., Dankov S.S. 1968b. K voprosu ob epizootologicheskoy roli bloh peschanok. Soobshchenie 4. *Xenopsylla skrjabini*. Gryzuny i ih ektoparazity. Saratov, 228–232. (in Russian)].
- Варшавский С.Н., Козакевич В.П. 1984. Биоценотическая структура и ландшафтные особенности зарубежных очагов чумы в Передней и Юго-Западной Азии. Бюллетень МОИП, отд. биол. 89 (1): 13–20. [Varshavskij S.N., Kozakevich V.P. 1984. Biocenoticheskaya struktura i landshaftnye osobennosti zarubezhnyh ochagov chumy v Perednej i Yugo-Zapadnoj Azii. Byulleten' MOIP, отд. biol. 89 (1): 13–20. (in Russian)].
- Ващенко В.С. 1984. Блохи и возбудители бактериальных болезней человека и животных. Паразитологический сборник 32: 79–123. [Vashchenok V.S. 1984. Blohi i vozбудiteli bakterial'nyh boleznej cheloveka i zhivotnyh. Parazitologicheskij sbornik 32: 79–123. (in Russian)].
- Ващенко В.С. 1988. Блохи – переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л., Наука, 163 с. [Vashchenok V.S. 1988. Fleas – vectors of human and animal diseases. L.: Nauka, 163 ss. (in Russian)].
- Ващенко В.С. 1997. Экология блох группы видов *conformis* (Siphonaptera; Pulicidae; *Xenopsylla*) фауны России и сопредельных стран (обзор). Паразитология 31 (6): 492–513. [Vashchenok V.S. 1997. The ecology of the fleas *conformis* species group (Siphonaptera: Pulicidae; *Xenopsylla* of Russia and neighbouring countries fauna (review). Parasitologiya 31 (6): 492–513. (in Russian)].
- Вержущий Д.Б. 2022. Природные очаги чумы Китая: аннотированный список. Байкальский зоологический журнал 2 (32): 135–145. [Verzhuckij D.B. 2022. Prirodnye ochagi chumy Kitaya: annotirovannyj spisok. Bajkal'skij zoologicheskij zhurnal 2 (32): 135–145. (in Russian)].
- Вержущий Д.Б., Адъясурэн З. 2019. Природные очаги чумы в Монголии: аннотированный список. Байкальский зоологический журнал 2 (25): 92–103. [Verzhuckij D.B., Ad'yasuren Z. 2019. Prirodnye ochagi chumy v Mongolii: annotirovannyj spisok. Bajkal'skij zoologicheskij zhurnal 2 (25): 92–103. (in Russian)].
- Вержущий Д.Б., Вержущая Ю.А., Холин А.В., Медведев С.Г. 2021. Граница ареалов двух подвидов блох – паразитов сусликов (*Citellophilus tesquorum sungaris* и *Citellophilus tesquorum altaicus*). Байкальский зоологический журнал 1 (29): 116–120. [Verzhutsky D.B., Verzhutskaya Ju.A., Kholin A.V., Medvedev S.G. 2021. The boundary of the areas of two subspecies of fleas – parasites of Ground squirrels (*Citellophilus tesquorum sungaris* and *Citellophilus tesquorum altaicus*). Baikalskij zoologičeskij žurnal 1 (29): 116–120. (in Russian)].
- Гончаров А.И., Ромашева Т.П., Котти Б.И., Баваасан А., Жигмид С. 1989. Определитель блох Монгольской Народной Республики. Улан-Батор, 417 с. [Goncharov A.I., Romasheva T.P., Kotti B.I., Bavaasan A., Zhigmid S. 1989. Opredelitel' bloh Mongol'skoj Narodnoj Respubliki. Ulan-Bator, 417 s. (in Russian)].

- Гончаров А.И., Тохов Ю.М., Плотникова Е.П., Артюшина Ю.С. 2013. Список видов и подвидов блох, обнаруженных зараженными возбудителем чумы в естественных условиях. Ставрополь, РИО ИДНК, 34 с. [Goncharov A.I., Tohov Yu. M., Plotnikova E.P., Artyushina Yu. S. 2013. Spisok vidov i podvidov bloh, obnaruzhennyh zarazhennymi vozбудitelem chumy v estestvennykh usloviyakh. Stavropol', RIO IDNK, 34 s. (in Russian)].
- Дарская Н.Ф. 1970. К изучению годовых циклов блох рода *Xenopsylla* Roths., 1903. Переносчики особо опасных инфекций и борьба с ними. Ставрополь, 108–131. [Darskaya N.F. 1970. K izucheniyu godovych ziklov bloch roda *Xenopsylla* Roths., 1903. Peerenoschiki osobo opasnykh infekziy i borba s nimi. Stavropol, 108–131. (in Russian)].
- Дарская Н.Ф. 1977. Особенности образа жизни блох песчанок. Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М., 226–230. [Darskaya N.F. 1977. Features of the of gerbil fleas life style. Ecology and medical significance of gerbils of the fauna of the USSR. M., 226–230. (in Russian)].
- Иофф И.Г., Микулин М.А., Скалон О.И. 1965. Определитель блох Средней Азии и Казахстана. М., Медицина, 371 с. [Ioff I.G., Mikulin M.A., Skalon O.I. 1965. Opredelitel' bloh Srednej Azii i Kazahstana. M., Medicina, 371 s. (in Russian)].
- Загнибородова Е.Н. 1968. Многолетнее изучение экологии блох большой песчанки на юге Центральных Каракумов. Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 78–86. [Zagniborodova E.N. 1968. Mnogoletnee izuchenie ekologii bloh bol'shoj peschanki na yuge Central'nyh Karakumov. Gryzuny i ih ektoparazity. Saratov, 78–86. (in Russian)].
- Загнибородова Е.Н., Русакова Л.В., Бурлаченко Т.А., Старожицкая Г.С., Адаменко В.И., Сачеев М.Т. 1979. Сравнительные данные по образованию чумного блока у блох большой и краснохвостой песчанок и желтого суслика. Проблемы особо опасных инфекций 68 (4): 35–39. [Zagniborodova E.N., Rusakova L.V., Burlachenko T.A., Starozhickaya G.S., Adamenko V.I., Sacheev M.T. 1979. Srvnitel'nye dannye po obrazovaniyu chumnogo bloka u bloh bol'shoj i krasnohvostoj peschanok i zheltogo suslika. Problemy osobo opasnykh infekcij 68 (4): 35–39. (in Russian)].
- Золотова С.И., Хохлова С.А., Филипченко В.Е. 1975. Материалы к размножению блох *Xenopsylla skrjabini* в Приаральских Каракумах. Проблемы особо опасных инфекций 43–44 (3–4): 97–102. [Zolotova S.I., Hohlova S.A., Filipchenko V.E. 1975. Materialy k razmnozheniyu bloh *Xenopsylla skrjabini* v Priaral'skih Karakumah. Problemy osobo opasnykh infekcij 43–44 (3–4): 97–102. (in Russian)].
- Иванов В.П. 1993. Электронномикроскопическое исследование пигидиального рецепторного органа у блохи *Xenopsylla cheopis* Roths., 1903 (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение 72 (3): 507–518. [Ivanov V.P. 1993. Electronmicroscopicheskoe issledovanie pigidialnogo organa u blohi *Xenopsylla cheopis* Roths., 1903 (Siphonaptera). Entomologicheskoe obozrenie 72 (3): 507–518. (in Russian)].
- Иофф И.Г., Микулин М.А., Скалон О.И. 1965. Определитель блох Средней Азии и Казахстана. М., Медицина, 371 с. [Ioff I.G., Mikulin M.A., Skalon O.I. 1965. Opredelitel' bloh Srednej Azii i Kazahstana. M., Medicina, 371 s. (in Russian)].
- Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран Ближнего Зарубежья (с 1876 по 2016 год). 2016. Саратов, Амирит, 248 с. [Kadastr ehpidemicheskii ehpizooticheskikh proyavlenij chumy na territorii Rossijskoj Federacii i stran Blizhnego Zarubezh'ya (s 1876 po 2016 god). 2016. Saratov, Amirit, 248 s. (In Russian)].
- Каримова Т.Ю., Неронов В.М. 2007. Природные очаги чумы Палеарктики. М., Наука, 199 с. [Karimova T.Yu., Neronov V.M. 2007. Prirodnye ochagi chumy Palearktiki. M., Nauka, 199 s. (in Russian)].
- Климова З.И. 1972. *Xenopsylla gerbilli caspica* – компонент норových микробиоценозов большой песчанки в Северных Кызылкумах. Проблемы особо опасных инфекций 24 (2): 94–102. [Klimova Z.I. 1972. *Xenopsylla gerbilli caspica* – komponent norovykh mikrobiocenzov bol'shoj peschanki v Severnyh Kyzylkumakh. Problemy osobo opasnykh infekcij 24 (2): 94–102. (in Russian)].

- Котти Б.К., Жильцова М.В. 2019. Значение блох (Siphonaptera) в природных очагах чумы. *Паразитология* 53 (6): 506–517. [Kotti B.K., Zhilzova M.V. 2019. A value of fleas (Siphonaptera) in the natural foci of plague. *Parazitologiya* 53 (6): 504–514. (in Russian)].
- Кучерук В.В., Дарская Н.Ф. 1981. Блохи песчанок: хозяева, распространение, родственные связи. *Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР*. М, 198–203. [Kucheruk V.V., Darskaya N.F. 1981. Blochi peschanok: chozyaeva, rasprostraneniye, rodstvenniye svyazi. *Ekologiya imeditsinskoye znacheniyе peschanok fauny SSSR*. М, 198–203. (in Russian)].
- Медведев С.Г., Вержуцкий Д.Б. 2019. Разнообразие блох – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). *Паразитология* 53 (4): 267–282. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B. 2020. Diversity of Fleas, Vectors of Plague Pathogens: the Flea *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). *Entomological Review* 100 (1): 45–57.].
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержуцкий Д.Б. 2019. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). *Паразитология* 53 (3): 179–197. [Medvedev S.G., Kotti B.K., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of Fleas (Siphonaptera), Vectors of Plague Pathogens: the Flea *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), a Parasite of Ground Squirrels of the Genus *Spermophilus*. *Entomological Review* 99 (5): 565–579.].
- Медведев С.Г., Вержуцкий Д.Б., Котти Б.К. 2020. Разнообразие переносчиков возбудителя чумы: полигостальные паразиты – блохи рода *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). *Паразитология* 54 (3): 205–231. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2020. Diversity of Vectors of Plague Pathogens: Polyhostal Parasites, Fleas of the Genus *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae). *Entomological Review* 100 (9): 1218–1235.].
- Медведев С.Г., Вержуцкий Д.Б., Котти Б.К. 2021. Разнообразие переносчиков чумы: блохи рода *Frontopsylla* Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Pulicidae). *Паразитология* 55 (6): 476–495. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2021. Diversity of Plague Vectors: Fleas of the Genus *Frontopsylla* Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Pulicidae). *Entomological Review* 101 (9): 1–14.].
- Медведев С.Г., Вержуцкий Д.Б., Котти Б.К. 2022. Блохи рода *Paradoxopsyllus* Miyajima et Koidzumi, 1909 (Siphonaptera, Leptopsyllidae) их роль в природных очагах чумы. *Паразитология* 56 (3): 226–251. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2022. Fleas of the Genus *Paradoxopsyllus* Miyajima et Koidzumi, 1909 (Siphonaptera, Leptopsyllidae). *Parazitologiya* 56 (3): 226–251. (in Russian)].
- Мокриевич Н.А., Рябцева Н.И., Булах О.С., Талыбов А.Н. 1983. К оценке блокообразующей и заражающей способности блох – основных переносчиков чумы в Закавказском равнинно-предгорном очаге. Профилактика природноочаговых инфекций. Ставрополь, 250–252. [Mokrievich N.A., Ryabceva N.L., Bulah O.S., Talybov A.N. 1983. K oцenke blokoobrazuyushchej i zarazhayushchej sposobnosti bloh – osnovnyh perenoschikov chumy v Zakavkazskom ravninno-predgornom ochage. *Profilaktika prirodnoochagovyh infekcij*. Stavropol, 250–252. (in Russian)].
- Новокрещенова Н.С., Кочетов А.Х., Кузнецова К.А., Старожицкая Г.С. 1968а. Влияние особенностей питания блох на их активность в передаче чумы (в эксперименте). Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 245–255. [Novokreshchenova N.S., Kochetov A.H., Kuznecova K.A., Starozhickaya G.S. 1968a. Vliyanie osobennostej pitaniya bloh na ih aktivnost' v peredache chumy (v eksperimente). *Gryzuny i ih ektoparazity*. Saratov, 245–255. (in Russian)].
- Новокрещенова Н.С., Солдаткин И.С., Левшина А.И. 1968б. Сравнительная частота питания различных видов блох, определенная в лабораторных условиях с применением радиоактивных индикаторов. Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 49–54. [Novokreshchenova N.S., Soldatkin I.S., Levoshina A.I. 1968b. Sravnitel'naya chastota pitaniya razlichnyh vidov bloh, opredelennaya v laboratornyh usloviyah s primeneniem radioaktivnyh indikatorov. *Gryzuny i ih ektoparazity*. Saratov, 49–54. (in Russian)].

- Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. 2004. Под ред. Г.Г. Онищенко, В.В. Кутырева. М., Медицина, 192 с. [Prirodnye ochagi chумы Kavkaza, Prikaspiya, Srednej Azii i Sibiri. 2004. Pod red. G.G. Onishchenko, V.V. Kutyreva. M., Medicina, 192 ss. (in Russian)].
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россоломо О.Л., Потапова Е.Г. 1990. Песчанки мировой фауны. Москва, Наука, 368 с. [Pavlinov I.Ya., Dubrovski U.A., Rossolimo O.L., Potapova E.G. 1990. Peschanki mirovoi fauny. Moskva, Nauka, 368 pp. (in Russian)].
- Ралль Ю.М. 1960. Грызуны и природные очаги чумы. М., Медгиз, 224 с. [Rall Yu.M. 1960. Gryzuny i prirodnye ochagi chумы. M., Medgiz, 224 pp. (in Russian)].
- Сажнев Ю.С., Рапопорт Л.П., Кулемин М.В., Сайлаубекулы Р. 2018. Материалы по ландшафтно-эпизоотологическому районированию западной части Бетпакдалинского автономного очага чумы. Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. 1–2 (36–37): 31–38. [Sazhnev Yu.S., Rapoport L.P., Kulemin M.V., Sajlaubekuly R. 2018. Materialy po landshaftno-epizootologicheskomu rajonirovaniyu zapadnoj chasti Betpakdalinskogo avtonomnogo ochaga chумы. Karantinnye i zoonoznye infekcii v Kazahstane 1–2 (36–37): 31–38. (in Russian)].
- Сараев Ф.А., Хамзин Т.Х., Козулина И.Г., Башмакова А.А., Тегисбаева А.У., Башмаков А.А. 2019. Особенности эпизоотии чумы 1997–1999 годов в южной части Волго-Уральских песков. Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане 1 (38): 109–117. [Saraev F.A., Hamzin, T.H., Kozulina I.G., Bashmakova A.A., Tegisbaeva A.U., Bashmakov A.A. 2019. Osobennosti epizootii chумы 1997–1999 godov v yuzhnoj chasti Volgo-Ural'skih peskov. Karantinnye i zoonoznye infekcii v Kazahstane 1 (38): 109–117. (in Russian)].
- Сержанов О.С., Хрусцевская Н.М., Чумаченко В.Д., Асенов Г.А., Матаков М.И. 1979. Блокообразование у блох *Xenopsylla gerbilli caspica* из различных ландшафтно-экологических участков Кызылкумов. Проблемы особо опасных инфекций 68 (4): 58–60. [Serzhanov O.S., Hruscelevskaya N.M., Chumachenko V.D., Asenov G.A., Matakov M.I. 1979. Blokoobrazovanie u bloh *Xenopsylla gerbilli caspica* iz razlichnyh landshaftno-ekologicheskikh uchastkov Kyzylkumov. Problemy osobo opasnyh infekcij 68 (4): 58–60. (in Russian)].
- Слудский А.А. 2014. Эпизоотология чумы (обзор исследований и гипотез). (Деп в ВИНТИ 11.08.2014. № 231-В 2014 Саратов, 313 с. [Sludskiy A.A. 2014. Epizootology of plague (review of studies and hypotheses). Deposited in Russian Institute for Scientific and Technical Information of Russian Academy of Sciences, 08.11.2014, № 231, 2014), Saratov, 2014. 313 pp.].
- Солдаткин И.С., Левوشина А.И. 1968. К вопросу о продолжительности непрерывного пребывания блох в шерсти больших песчанок. Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 55–58. [Soldatkin I.S., Levoshina A.I. 1968. K voprosu o prodolzhitel'nosti nepreryvnogo prebyvaniya bloh v shersti bol'shih peschanok. Gryzuny i ih ektoparazity. Saratov, 55–58. (in Russian)].
- Старожицкая Г.С. 1970. Экологические особенности блох большой песчанки на участке стойкой очаговости чумы. Проблемы особо опасных инфекций 16 (6): 157–163. [Starozhickaya G.S. 1970. Ekologicheskie osobennosti bloh bol'shoj peschanki na uchastke stojkoj ochagovosti chумы. Problemy osobo opasnyh infekcij 16 (6): 157–163. (in Russian)].
- Тифлов В.Е., Скалон О.И., Ростигаев Б.А. 1977. Определитель блох Кавказа. Ставрополь, Ставроп. книжн. изд-во, 280 с. [Tiflov V.E., Skalon O.I., Rostigaev B.A. 1977. Opredelitel' bloh Kavkaza. Stavropol', Stavrop. knizhn. izd-vo, 280 s. (in Russian)].
- Фаранг-Азад А. 1972. Материалы по фауне блох Ирана. Паразитология 6 (6): 513–521. [Farhang-Azad A. 1972. Materials on the fauna of fleas of Iran. Parazitologiya 6 (6): 513–521. (in Russian)].

- Ширанович П.И., Рабинович Б.К., Эйгелис Ю.К., Ахундов М.А., Тимофеева М.Е., Васильченко А.П., Костенко И.С. 1977. О многолетних изменениях численности краснохвостой песчанки и ее блох в центральной части Прикуринской низменности. Проблемы особо опасных инфекций 54 (2): 28–32. [Shiranovich P.I., Rabinovich B.K., Eijgelis Yu.K., Ahundov M.A., Timofeeva M.E., Vasil'chenko A.P., Kostenko I.S. 1977. O mnogoletnih izmeneniyah chislennosti krasnohvostoj peschanki i ee bloh v central'noj chasti Prikurinskoj nizmennosti. Problemy osobo opasnyh infekcij 54 (2): 28–32. (in Russian)].
- Beaucournu J.C. 1977. Les Puces (Siphonaptera) du Maroc. Bulletins de l'Institut Scientifique, Rabat 2: 85–86.
- Beaucournu J.C., Hellal H. 1977. Liste annotée des Siphonateres de Tunisie. Bulletin de la Société de pathologie exotique 70: 524–537.
- Beaucournu J.C., Kowalski K. 1985. Données nouvelles sur les puces (Insecta, Siphonaptera) d'Algérie. Bulletin de la Société de pathologie exotique 78: 378–392.
- Beaucournu J.C., Launay H. 1990. Les Puces (Siphonaptera) de France et du Bassin Méditerranéen occidental. 548 pp.
- Cooreman J. 1973. Siphonaptera recueillis en Libye par la mission X. Misonne (1972–1973). Bulletin de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique, Entomologie 49 (5): 1–11.
- Hastriter M.W., Tipton V.J. 1975. Fleas (Siphonaptera) associated with small mammals of Morocco. Journal of the Egyptian Public Health Association 50 (2): 79–169.
- Hoogstraal H., Traub R. 1965. The fleas of Egypt. Host-parasite relationships of rodents of Cricetid rodents (Family Cricetidae, subfamily Gerbillinae). The Journal of the Egyptian public health association 40 (3): 141–145.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1953. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. Vol. 1. London, University Press, Cambridge, XV+361 p.
- Glinkiewicz A. 1907. Ergebnisse der mit Subvention aus der Erbschaft Treilt unternommenen zoologischen Forschungsreise Dr. Franz Werner's nach dem ägyptischen Sudan und Nord-Uganda. X. Parasiten von Pachyromys duprasi Lat. Sber. Akad. Wiss. Wien 116, Abt. I: 381–386.
- Klein J., Mofidi C., Chamas M., Karimi Y., Bahmanyar M., Seydian B. 1963. Les puces (Insecta, Siphonaptera) de l'Iran. Bulletin de la Société de pathologie exotique 56: 533–550.
- Klein J.-M., Alonso J. M., Baranton G., Poulet A.R., Mollaret H.H. 1975a. La Peste en Mauritanie. Re. Médecine et Maladies Infectieuses 5 (4): 198–207.
- Klein J.-M., Simonkovich E., Alonso J. M., Baranton G. 1975b. Observations écologiques dans une zone enzootique de peste en Mauritanie: 2. Les puces de rongeurs (Insecta, Siphonaptera). Cahiers ORSTOM. Série Entomologie Médicale et Parasitologie 13 (1): 29–39.
- Lewis R.E. 1967. The fleas (Siphonaptera) of Egypt. An illustrated and annotated key. The Journal of Parasitology 53 (4): 863–885.
- Lewis R.E. 1972. Notes on the geographical distribution and host preferences in the order Siphonaptera. Part 1. Pulicidae. Journal of Medical Entomology 9 (6): 511–520.
- Lewis R.E., Lewis J.H. 1990. Catalogue of invalid genus-group and species-group names in Siphonaptera (Insecta). Koenigstein, Koeltz Scientific Books, 264 pp.
- Misonne X. 1977. Un foyer naturel de peste in Libye. Annales Societe Belge Medicine Tropicale 57 (3): 163–168.
- Rothschild N.C. 1903. New species of Siphonaptera from Egypt and the Soudan. Entomologist's monthly magazine 39 (467): 83–87.
- Rothschild M., Schlein Y. 1975. The jumping mechanism of *Xenopsylla cheopis*. 1. Exoskeleton structures and musculature. Philosophical Transactions of the Royal Society. London. Ser. B. 271 (914): 457–490.
- Lewis R.E. 1961. The thoracic musculature of the Indian rat flea, *Xenopsylla cheopis* (Siphonaptera). Annals of the Entomological Society of America 54: 387–397.
- The Atlas of Plague and Its Environment in the People's Republic of China. 2000. Beijing, Science Press, 221 pp.
- Wagner J., Wassilief A. 1933. Tables analytiques pour la détermination des puces rencontrées en Algérie et Tunisie. Archives de l'Institut Pasteur de Tunis 21 (3): 431–467.

PALEARCTIC FLEA SPECIES
OF THE GENUS *XENOPSYLLA* (SIPHONAPTERA: PULICIDAE),
PARASITIZING ON GERBILS (*RHOMBOMYS*, *MERIONES*),
AND THEIR ROLE IN NATURAL PLAGUE FOCI

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

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

SUMMARY

Taxonomic diversity, characters of distribution and host-parasite relations of fleas of the genus *Xenopsylla* (Pulicidae) are analyzed. It is demonstrated that six species and two subspecies of fleas of the genus *Xenopsylla*, parasitizing on gerbils in the territory of Russia and adjacent countries are known as the main, secondary, or occasional vectors of the plague.

УДК 576.895.421

**ФАУНА, ОБИЛИЕ И ИНФИЦИРОВАННОСТЬ
ОПАСНЫМИ ДЛЯ ЧЕЛОВЕКА ПАТОГЕНАМИ
ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ
НА ОСТРОВЕ ПОПОВА (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)**

© 2022 г. А. Я. Никитин^{а,*}, Т. В. Зверева^б, Ю. А. Вержуцкая^а,
А. В. Ляпунов^а, Д. М. Рудаков^а, В. Ю. Колесникова^а,
Н. С. Гордейко^б, Е. И. Андаев^а

^аИркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,
Иркутск, 664047 Россия

^бПриморская противочумная станция Роспотребнадзора,
Уссурийск, 692512 Россия

*e-mail: nikitin_irk@mail.ru

Поступила в редакцию 15.09.2022 г.

После доработки 14.10.2022 г.

Принята к публикации 15.10.2022 г.

При эпизоотологическом обследовании острова Попова (Приморский край) 23.05–25.05.2022 г., как и в предшествующие годы (1982 и 2014 гг.), здесь при сборах с растительности зарегистрировано четыре вида иксодовых клещей: *Ixodes pavlovskiy pavlovskiy* Pomerantsev, 1946 (77.5% от суммы всех особей), *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (15.3%), *Haemaphysalis concinna* Koch, 1844 (4.5%) и *Haemaphysalis japonica douglasi* Nuttall et Warburton, 1915 (2.7%). Всего отловлена 651 особь. По территории острова клещи встречаются не равномерно. Обнаружен участок (мыс Ликандера), где обилие иксодид доходит до 100 особей на флаго-час. При индивидуальном исследовании 387 клещей четырех видов методом ПЦР РНК или ДНК возбудителей выявлена среди 346 особей только из рода *Ixodes*. У представителей этого рода РНК вируса клещевого энцефалита обнаружена у $0.9 \pm 0.50\%$ клещей, ДНК боррелий – у $37.0 \pm 2.60\%$, генетический материал возбудителей моноцитарного эрлихиоза человека – у 9.0 ± 1.54 , гранулоцитарного анаплазмоза человека – у $7.2 \pm 1.39\%$ клещей. Наблюдаемые значения обилия иксодовых клещей и их инфицированность возбудителями инфекций не позволяют относить территорию острова Попова к эпидемиологически малоопасной, что требует проведения на нем комплекса профилактических мероприятий.

Ключевые слова: иксодовые клещи, острова Приморья, обилие, инфицированность возбудителями

DOI: 10.31857/S0031184722050040, **EDN:** FHCEPN

Остров Попова является третьим по величине (площадь 12.4 км²) в заливе Петра Великого Японского моря и входит в центральную группу архипелага Императрицы Евгении, самую многочисленную и разнообразную по размерам участков суши, особенностям их рельефа и ландшафтов. Остров удален от материка на 10.5 км. На о. Попова находится два населенных пункта (пос. Старка и Попова) с постоянно проживающим населением (суммарно 1370 человек в 2010 г.); в весенне-осенний период действует несколько турбаз, домов отдыха, работают кемпинги и палаточные лагеря. Часть острова (мыс Ликандера) входит в состав территории морского биосферного заповедника с ограниченным доступом для населения. Существует план соединения автодорожным мостом о. Попова и о. Русский, что значительно увеличит уже существующую антропогенную нагрузку на неустойчивую островную биоту. Дальнейшая судьба острова неизбежно связана с ростом потока туристов и отдыхающих; соответственно, возрастет риск контакта людей с иксодовыми клещами.

В ряде публикаций (Колонин, 1986; Леонова, 1997; Бурухина и др., 2012; Никитин и др., 2018; Шутикова и др., 2019; Зверева и др., 2022) с той или иной степенью детализации описаны современная фауна и особенности функционирования гемипопуляций пастбищных видов иксодовых клещей на островах Приморья, имеющих населенные пункты: Русский, Рейнеке, Путятин. Четвертый из островов залива Петра Великого с круглогодично проживающим населением – о. Попова, причем современная фауна иксодид здесь изучена в наименьшей степени. Возможно, это служит одной из причин стойкой убежденности сотрудников туристических фирм, жителей острова и прибрежной части материка, что клещи на его территории редки и, соответственно, эпидемиологический риск по инфекциям, передающимся клещами, сведен к минимуму.

Цель работы – описать современную фауну гемипопуляций иксодовых клещей, их обилие, распределение в пространстве и инфицированность опасными для человека патогенами на о. Попова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор взрослых клещей на о. Попова проведен на флаг с растительности 23.05–25.05.2022 г. Обследовано шесть локаций (рис. 1). Географические координаты маршрутов исследований примерно соответствуют их центрам (табл. 1).

В соответствии с физико-географическим и геоботаническим описанием острова, приведенным в работе Ганзей с соавторами (2018), его рельеф преимущественно низкогорный. Абсолютные высоты не более 160 м над ур. м. Климат муссонный, со средним количеством осадков около 800 мм в год, 85% из которых приходится на лето. Среднегодовая температура воздуха около 6°C. Самым теплым месяцем является август (20–21°C). На территории острова зарегистрировано 570 видов сосудистых растений. В XX веке во время устойчивого потепления сформировалась его современная растительность: многовидовые широколиственные

леса, преимущественно состоящие из дуба монгольского (*Quercus mongolica*), березы даурской (*Betula davurica*) с примесью ясеня носолистного (*Fraxinus rhynchophylla*), граба сердцелистного (*Carpinus cordata*), ольхи (*Alnus japonicus*), калопанакса семилопастного (*Kalopanax septemlobus*) с кустарниковым ярусом из калины, малины, с разнотравно-папоротниковым покровом. Места вырубок и пожаров заняли гмелинопопынники. В северной части острова распространены заболоченные низменности.

Суммарно на о. Попова нами отработано 19.0 флаго-часов и собрана 651 особь иксодовых клещей четырех видов (табл. 1). Видовую принадлежность иксодид определяли по морфологическим признакам (Померанцев, 1950; Филиппова, 1977, 1997) с использованием стереомикроскопов МС-2 «Биомед» (увеличение $\times 80$) и МБС-10 ($\times 84$), в отраженном свете.

Таблица 1. Описание точек сбора иксодовых клещей на о. Попова (Приморский край)

Table 1. Description of collection sites of hard ticks on Popova Island (Primorsky Krai)

Номера точек маршрутов	Наименование исследуемой локации (положение на карте)	Географические координаты середины маршрута (с.ш., в.д.)	Число собранных клещей (обилие на флаго-час)	Виды клещей
1	Пос. Старк, дороги вдоль кладбища (северо-восток острова)	42.9666°, 131.7401°	10 (4.3)	<i>I. pavlovskyi</i> , <i>I. persulcatus</i> , <i>H. japonica</i>
2	Бухта Алексеева (север острова)	42.9748°, 131.7320°	8 (4.0)	<i>I. pavlovskyi</i> , <i>I. persulcatus</i>
3	Бухта Пограничная (юго-восток острова)	42.9552°, 131.7429°	22 (7.3)	<i>I. pavlovskyi</i> , <i>I. persulcatus</i> , <i>H. japonica</i> , <i>H. concinna</i>
4	Мыс Низкий (северо-запад острова)	42.9552°, 131.7397°	64 (40.8)	<i>I. pavlovskyi</i> , <i>I. persulcatus</i> , <i>H. japonica</i> , <i>H. concinna</i>
5	Мыс Ликандера (юг острова)	42.9297°, 131.7290°	543 (67.8)	<i>I. pavlovskyi</i> , <i>I. persulcatus</i> , <i>H. japonica</i> , <i>H. concinna</i>
6	Пос. Старк, экотропа (восточная часть острова)	42.9645°, 131.7533°	4 (2.0)	<i>I. pavlovskyi</i>
Сумма			651 (34.3)	



Рисунок 1. Картограмма мест сбора иксодовых клещей на о. Попова (2022 г.). Номера точек сбора на картограмме соответствуют номерам, приведенным в тексте и табл. 1.

Figure 1. Scheme of collection sites of hard ticks in Popov Island (2022). The numbers of collection sites on the map of Popov Island are given in the text and Table 1.

Выявление в клещах ДНК вируса клещевого энцефалита, боррелий, анаплазм и эрлихий проведено путем индивидуального исследования 387 голодных особей методом ПЦР с гибридизационно-флуоресцентной детекцией с применением тест-системы «АмплиСенс® TBEV, *B. burgdorferi* sl, *A. phagocytophillum*, *E. chaffeensis* / *E. muris*-FL» («АмплиСенс», Россия). Амплификация, анализ и учёт результатов выполнены с помощью прибора «Rotor-Gene Q» (Qiagen GmbH, Германия).

Все статистические расчеты, в том числе нахождение индексов обилия, видового разнообразия Симпсона и Пиелу, определение значений среднеарифметических и ошибок средних, сравнение выборок по методу Стьюдента для качественных показателей, проведены в компьютерной программе Excel, в соответствии с общепринятыми подходами (Уиттекер, 1980; Сообщества ..., 2010; Ивантер, Коросов, 2013).

Во время эпизоотологического обследования территории о. Попова в 2022 г. здесь собраны (в порядке убывания): *Ixodes pavlovskiyi pavlovskiyi* Pomerantzev, 1946 (495 особей), *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (98), *Haemaphysalis concinna* Koch, 1844 (29) и *Haemaphysalis japonica douglasi* Nuttall et Warburton, 1915 (17) (табл. 2). Всего была собрана 651 особь, но до вида определены 639 клещей (точно не идентифицированы по шесть нимф *Haemaphysalis* и *Ixodes*). Интересно отметить, что на острове не зарегистрирован *Dermacentor silvarum* Olenov, 1932, который обычен на островах Приморья, в том числе выявлен на двух соседних: массово встречается на о. Рейнке и единично – на о. Русский (Колонин, 1986; Никитин и др., 2018; Гордейко, 2019). Как и на других островах Залива Петра Великого, на о. Попова отсутствует выраженное доминирование одного из видов иксодид, которое типично для материка юга Приморского края. Во всех сборах (исключение точка № 6), в том числе самых маленьких по числу особей, с различных частей острова в них регистрировали от двух (точка 2) до четырех (точки 3–5) видов иксодовых клещей (рис. 1, табл. 1).

Если сравнить данные о фауне гемипопуляций взрослых клещей, собранных нами в 2014 г., с материалами работы Колонина (1986), то очевидно, что структура видов иксодид за этот период времени не претерпела существенных изменений (табл. 2). В сезон 2014 г. нами обследованы локации под номерами 1, 3, 5 (рис. 1), а также ряд участков возле пос. Старка, не вошедших в представленное исследование. При этом подтверждено сложившееся среди населения мнение о низком обилии иксодовых клещей на о. Попова: индекс обилия имаго (ИО) составил 4.3 особи на флаго-час с максимумом на мысе Ликандера – точка 5. В этой связи, вне зависимости от характера зараженности клещей опасными для человека патогенами, эпидемиологический риск от пребывания людей на территории острова, можно было считать не высоким, так как вероятность контакта с переносчиком была низкой.

Однако обследование территории острова, проведенное в 2022 г., существенно скорректировало эти представления (табл. 2). Доказанным фактом является рост обилия иксодид на о. Попова. Наибольший ИО клещей выявлен на территории мысов Ликандера (точка 5) и Низкий (точка 4), находящихся на противоположных частях острова (рис. 1, табл. 1). Причем на мысе Ликандера величина ИО колеблется от 19.0 на большей части его территории до 100 особей на флаго-час при сборе имаго с растительности вдоль дороги на южной оконечности острова. Последняя цифра особенно удивительна, так как совершенно не типична для других островов Приморья и юга материка, где показатель ИО обычно варьирует в пределах 20–50 особей на флаго-час (Никитин и др., 2018; Гордейко, 2019; Зверева и др., 2022). Несмотря на значительное изменение ИО клещей на о. Попова, общее число видов и их

состав остались прежними, хотя соотношение претерпело существенные изменения (табл. 2). На острове резко возросла встречаемость *I. pavlovskiyi* (с 16.7 до 77.5%), уменьшилась доля *I. persulcatus* (с 46.7 до 15.3%) и *H. concinna* (с 33.3 до 4.5%). Как следствие этих изменений наблюдаются почти двукратное сокращение видового разнообразия, оцениваемого по величине индекса Симпсона, и уменьшение ниже 0.5 индекса Пиелу (табл. 2), что считается указанием на неблагоприятность современных условий для всех видов иксодовых клещей, кроме доминанта – *I. pavlovskiyi* (Сообщества ..., 2010). Однако обследование, проведенное в сжатые сроки в течение одного сезона, не позволяет считать этот вывод однозначно доказанным.

Таблица 2. Данные о фауне иксодовых клещей на о. Попова из различных источников
Table 2. Data on the fauna of hard ticks in Popov Island from various sources

Источник / дата сбора	<i>I. persulcatus</i> , число (%)	<i>I. pavlovskiyi</i> , число (%)	<i>H. concinna</i> , число (%)	<i>H. japonica</i> , число (%)	Сумма
(Колонин, 1986) / 26.05.1982	104 (50.7)	39 (19.0)	55 (26.8)	7 (3.4)	205 (100)
Индексы: разнообразия Симпсона (выравниности Пиелу)	2.73 (0.701)				
Собственные данные / 01.06– 02.06.2014	14 (46.7)	5 (16.7)	10 (33.3)	1 (3.3)	30 (100)
Индексы: разнообразия Симпсона (выравниности Пиелу)	2.80 (0.705)				
Собственные данные / 24.05– 25.05.2022	98 (15.3)	495 (77.5)	29 (4.5)	17 (2.7)	639* (100)
Индексы: разнообразия Симпсона (выравниности Пиелу)	1.60 (0.449)				

Примечание. * До вида не определены 12 особей: по шесть нимф *Haemaphysalis* и *Ixodes*.
 Note. * 12 individuals have not been identified to the species level: six each of *Haemaphysalis* and *Ixodes* nymphs.

Одной из причин роста встречаемости *I. pavlovskiyi* на о. Попова может быть высокое разнообразие условий обитания, характерное и для других островов залива Петра Великого (Гуремина, 2005; Лящевская, 2016; Ганзей и др., 2018; Зверева и др., 2022). Антропогенное преобразование ландшафтов также увеличивает гетерогенность среды обитания, что, вероятно, благоприятно для этого вида.

Таким образом, по современным данным, несмотря на пространственную мозаичность распределения клещей (табл. 1), наблюдаемые значения ИО не позволяют относить его территорию к эпидемиологически малоопасной.

Более полную информацию о характере эпидемиологического риска по инфекциям, передаваемым иксодовыми клещами, можно получить из табл. 3. Всего методом ПЦР индивидуально изучена инфицированность 387 иксодовых клещей четырех видов. Все четыре опасные для человека и регистрируемые с помощью использованной тест-системы инфекции выявлены только в 346 особях рода *Ixodes*, собранных на острове.

РНК вируса клещевого энцефалита выявлена в двух особях *I. pavlovskiyi* и в одной особи *I. persulcatus*, что позволяет оценить вирусофорность представителей рода *Ixodes* в $0.9 \pm 0.50\%$. Это значение не выходит из границ показателей инфицированности клещей вирусом энцефалита, наблюдаемых в Приморье в последние годы (Никитин и др., 2017, 2018; Гордейко, 2019; Шутикова и др., 2019; Леонова, 2020).

Инфицированность клещей рода *Ixodes* ДНК боррелий ($37.0 \pm 2.60\%$) на о. Попова значимо не отличается от показателей, выявляемых на островах залива Петра Великого: от $29.8 \pm 2.32\%$ (Никитин и др., 2017; Гордейко, 2019) до $43.3 \pm 9.05\%$ (Шутикова и др., 2019). Вместе с тем зараженность клещей возбудителями иксодового клещевого боррелиоза на юге материка ниже и колеблется от 15.0 ± 1.33 (Никитин и др., 2017; Гордейко, 2019) до 28.3% (Шутикова и др., 2019), что, вероятно, является одним из факторов более низкой заболеваемости иксодовыми клещевыми боррелиозами в континентальной части Приморья (Бурухина и др., 2012; Никитин и др., 2017).

Генетический материал возбудителя моноцитарного эрлихиоза человека обнаружен в $9.0 \pm 1.54\%$ особей, а гранулоцитарного анаплазмоза человека у $7.2 \pm 1.39\%$ клещей из рода *Ixodes* на о. Попова. Доля клещей, инфицированных этими возбудителями на материке, колеблется от $2.2 \pm 1.28\%$ и $3.7 \pm 1.64\%$, соответственно, для моноцитарного эрлихиоза и гранулоцитарного анаплазмоза человека (Шутикова и др., 2019), до $3.5 \pm 0.68\%$ и $5.0 \pm 0.81\%$ (Гордейко, 2019), т.е. в континентальной части юга Приморья является более низкой, чем на о. Попова. Ранее аналогичный характер различий в отношении зараженности клещей на материке и о. Русский выявлен по инфицированности возбудителем гранулоцитарного анаплазмоза человека (Шутикова и др., 2019).

Так как мы не исследовали инфицированность клещей риккетсиями, эпидемиологический риск в отношении клещевых риккетсиозов на острове к настоящему времени

остаётся неизвестным. Вместе с тем показано, что на соседнем о. Рейнке у $6.8 \pm 2.3\%$ изученных особей *H. concinna* выявлена инфицированность патогенной для человека *Rickettsia heilongjiangensis* (Никитин и др., 2018). Лишь низкая встречаемость на о. Попова представителей рода *Haemaphysalis* (табл. 2) позволяет исключить возможность высокой заболеваемости людей сибирским клещевым тифом и другими риккетсиозами, что все же требует специального изучения.

Отметим, что наиболее массовый на о. Попова вид – *I. pavlovskyi* – по сумме данных имеет несколько более высокую зараженность возбудителями инфекций, чем *I. persulcatus* (табл. 3), хотя значимые межвидовые различия установлены лишь по уровню инфицированности двух видов переносчиков возбудителем моноцитарного эрлихиоза человека ($P < 0.01$).

Таблица 3. Инфицированность возбудителями инфекций иксодовых клещей, собранных на о. Попова (2022 г.)

Table 3. Infection rate of pathogens of Ixodid ticks collected in Popov Island (2022)

Вид клещей	Исследовано клещей	Инфицированность			
		ДНК боррелий, число (%)	РНК вируса клещевого энцефалита, число (%)	ДНК возбудителя гранулоцитарного анаплазмоза, число (%)	ДНК возбудителя моноцитарного эрлихиоза, число (%)
<i>I. pavlovskyi</i>	267	101 (37.8 ± 2.97)	2 (0.8 ± 0.53)	23 (8.6 ± 1.72)	30 (11.2 ± 1.93)*
<i>I. persulcatus</i>	75	26 (34.3 ± 5.67)	1 (1.3 ± 1.32)	2 (2.7 ± 1.86)	1 (1.3 ± 1.32)
Нимфы <i>Ixodes</i>	4	1 (25.0 ± 21.65)	0	0	0
Всего <i>Ixodes</i>	346	128 (37.0 ± 2.60)	3 (0.9 ± 0.50)	25 (7.2 ± 1.39)	31 (9.0 ± 1.54)
<i>H. concinna</i>	23	0	0	0	0
<i>H. japonica</i>	14	0	0	0	0
Нимфы <i>Haemaphysalis</i>	3	0	0	0	0

* По инфицированности эрлихиями *I. pavlovskyi* значимо превосходит *I. persulcatus* ($P < 0.01$)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На о. Попова сложился бидоминантный тип населения иксодид и совмещенный поливекторный природный очаг нескольких инфекций, передаваемых иксодовыми клещами. За 8 лет, прошедших после нашего предшествующего эпизоотологического обследования его территории, произошло резкое увеличение ИО клещей, хотя их

численность распределена в пространстве крайне неравномерно. В структуре видов гемипопуляций имаго иксодовых клещей наблюдается увеличение встречаемости *I. pavlovskiyi*, присутствующего во всех сборах (рис. 1, табл. 1). При этом доля *I. persulcatus* и *H. concinna* в сборах имаго с растительности сократилась. Так как *I. pavlovskiyi* является потенциально опасным для человека переносчиком вируса клещевого энцефалита и боррелий (Коренберг и др., 2013) и, кроме того, выявлена его высокая инфицированность возбудителями иксодовых клещевых боррелиозов, моноцитарного эрлихиоза и гранулоцитарного анаплазмоза человека (табл. 3), в настоящее время нет оснований считать эпидемиологический риск по инфекциям, передаваемым иксодовыми клещами на о. Попова, низким. Этот факт предполагает необходимость разработки комплекса профилактических мероприятий, которые должны обеспечить безопасность жителей и посещающих о. Попова отдыхающих и туристов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурухина Е.Г., Жебровская Е.В., Петрова Н.К., Просяникова М.Н., Захарова Г.А., Симонов С.Б. 2012. Иксодовые клещи и их эпизоотологическое значение на острове Русский. Здоровье. Медицинская экология. Наука 49–50 (3–4): 187–190. [Buruxina E.G., Zhebrovskaya E.V., Petrova N.K., Prosyannikova M.N., Zaxarova G.A., Simonov S.B. 2012. Ixodid ticks and their epizootological significance on Russky Island. Health. Medical ecology. Science 49–50 (3–4): 187–190. (In Russian)].
- Ганзей К.С., Киселёва А.Г., Родникова И.М., Лящевская М.С., Пшеничникова Н.Ф. 2018. Природные и антропогенные факторы развития геосистем острова Попова (Японское море). География и природные ресурсы 1: 131–141. [Ganzei K.S., Kiselyova A.G., Rodnikova I.M., Lyashchevskaya M.S., Pshenichnikova N.F. 2018. Natural and anthropogenic development factors for geosystems of Popov Island (the Sea of Japan). Geography and Natural Resources 1: 131–141. (In Russian)]. [https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2018-1\(131-141\)](https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2018-1(131-141))
- Гордейко Н.С. 2019. Клещи семейства Ixodidae Приморья: типы населения, паразито-хозяйинные связи, инфицированность патогенами (на примере материковых и островных сообществ). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 22 с. [Gordeyko N.S. 2019. Ticks of the family Ixodidae of Primorye: population types, parasite-host relationships, infection with pathogens (on the example of mainland and island communities). Avtoreferat diss. ... cand. biol. nauk. Irkutsk, 22 pp. (In Russian)].
- Гуремина Н.В. 2005. Ландшафтная характеристика и рекреационное освоение островов залива Петра Великого (Японское море). Дис. ... канд. геогр. наук. Владивосток, 185 с. [Guremina N.V. 2005. Landscape characteristics and recreational development of the islands of Peter the Great Bay (Sea of Japan): Diss. ... cand. geogr. nauk. Vladivostok, 185 pp. (In Russian)].
- Зверева Т.В., Никитин А.Я., Солодкая Н.С., Вержуцкая Ю.А., Гордейко Н.С., Балахонov С.В. 2022. Эколого-фаунистический комплекс видов иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae) на острове Путятина (Приморский край). Паразитология 56 (4): 317–328. [Zvereva T.V., Nikitin A.Ya., Solodkaya N.S., Verzhutskaya Yu.A., Gordeyko N.S., Balakhonov S.V. 2022. Ecological-faunistic complex of ixodid ticks species (Parasitiformes, Ixodidae) on Putyatin Island (Primorsky Krai). Parasitologiya 56 (4): 317–328. (In Russian)]. <https://doi.org/10.31857/S0031184722040044>
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2013. Элементарная биометрия. Петрозаводск, Изд-во ПетрГУ, 110 с. [Ivanter E.V., Korosov A.V. 2013. Elementary biometrics. Petrozavodsk, PetrGU, 110 pp. (In Russian)].
- Колонин Г.В. 1986. Материалы по фауне иксодовых клещей юга Приморского края. Паразитология 20 (1): 15–18. [Kolonin G.V. 1986. Findings on the ixodid ticks fauna in the south of Primorsky Krai. Parasitologiya 20 (1): 15–18. (In Russian)].

- Коренберг Э.И., Помелова В.Г., Осин Н.С. 2013. Природноочаговые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами. М., Изд-во «Комментарий», 463 с. [Korenberg Je.I., Pomelova V.G., Osin N.S. 2013. Infections with natural focality transmitted by Ixodid ticks. M., Kommentarij, 463 pp. (In Russian)].
- Леонова Г.Н. 1997. Клещевой энцефалит в Приморском крае: вирусологические и эколого-эпидемиологические аспекты. Владивосток, Дальнаука, 190 с. [Leonova G.N. 1997. Tick-borne encephalitis in Primorsky Krai: virological and environmental, epidemiological aspects. Vladivostok, Dalnauka, 190 pp. (In Russian)].
- Леонова Г.Н. 2020. Клещевой энцефалит в Дальневосточном очаговом регионе евразийского континента. Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии 97 (2): 150–158. [Leonova G.N. 2020. Tick-borne encephalitis in the Far East focal region of the Eurasian Continent. Journal of Microbiology, Epidemiology and Immunobiology 97 (2): 150–158. (In Russian)]. <https://doi.org/10.36233/0372-9311-2020-97-2-150-158>
- Лящевская М.С. 2016. Ландшафтно-климатические изменения на островах залива Петра Великого (Японское море) за последние 20000 лет. Успехи современного естествознания 11 (2): 372–379. [Lyashevskaya M.S. 2016. Landscape-climate changes of the Islands of Peter the Great Bay (Sea of Japan) during last 20 000 years. Advances in Modern Natural Science 11(2): 372–379. (In Russian)].
- Никитин А.Я., Ананьев В.Ю., Андаев Е.И., Алленов А.В., Сидорова Е.А., Хомичук Т.Ф., Бурухина Е.Г., Просьянникова М.Н., Петрова Н.К., Гордейко Н.С., Морозов И.М., Балахонов С.В. 2017. Основные факторы, обуславливающие высокую заболеваемость населения иксодовыми клещевыми боррелиозами на острове Русском. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 4: 38–41. [Nikitin A.Ya., Ananyev V.Yu., Andaev E.I., Allenov A.V., Sidorova E.A., Khomichuk T.F., Bumkhina E.G., Pmsyannikova M.N., Petrova N.K., Gordeiko N.S., Morozov I.M., Balakhonov S.V. 2017. The main factors causing the high incidence of Ixodes tick-borne borreliosis in the population on the Rusky Island. Medical parasitology and parasitic diseases 4: 38–41. (In Russian)].
- Никитин А.Я., Морозов И.М., Андаев Е.И., Алленов А.В., Сидорова Е.А., Якович Н.В., Бондаренко Е.И., Гордейко Н.С., Балахонов С.В. 2018. Видовой состав и возможное эпидемиологическое значение иксодовых клещей (Ixodidae) на острове Рейнеке (Приморский край). Медицинская паразитология и паразитарные болезни 1: 48–52. [Nikitin A.Ya., Morozov I.M., Andaev E.I., Allenov A.V., Sidorova E.A., Yakovchits N.V., Bondarenko E.I., Gordeiko N.S., Balakhonov S.V. 2018. The species composition and possible epidemiological importance of ticks (Ixodidae) on Reyneke Island (The Primorye Territory). Medical parasitology and parasitic diseases 1: 48–52. (In Russian)].
- Померанцев Б.И. 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae). Фауна СССР. Паукообразные, 4 (2). М., Л., Изд-во АН СССР, 224 с. [Pomerancev B.I. 1950. Ixodid ticks (Ixodidae). Fauna of the USSR. Arachnoidea. 4 (2). M., L., USSR Academy of Sciences, 224 pp. (In Russian)].
- Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ. 2010. Новосибирск–Москва, Товарищество научных изданий КМК, 256 с. [Animal communities and populations: ecological and morphological analysis. 2010. Novosibirsk, Moscow, KMK Scientific Press, 256 pp. (In Russian)].
- Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. Пер. с англ. М., Прогресс, 326 с. [Whittaker R. 1980. Communities and Ecosystems. Moscow, Progress, 326 pp. (In Russian)]. (Whittaker R.H. 1975. Communities and Ecosystems. 2nd ed. New York, Macmillan Publishing Co, 385 pp.).
- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae (Фауна СССР. Паукообразные; IV (4)). Л., Наука, 396 с. [Filippova N.A. 1977. Ixodid ticks of subfamily Ixodinae (Fauna of USSR. Arachnoidea IV (4)). L., Nauka, 396 pp. (In Russian)].
- Филиппова Н.А. 1997. Иксодовые клещи подсем. Ambliominae. (Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные; IV (5)). СПб., Наука, 436 с. [Filippova N.A. 1997. Ixodid ticks of subfamily Ambliominae. (Fauna of Russia and neighboring countries. Arachnoidea IV (5)). St. Petersburg, Nauka, 436 pp. (In Russian)].

Шутикова А.Л., Леонова Г.Н., Лубова В.А. 2019. Эпизоотологическая ситуация по клещевым инфекциям в 2018 году на юге Дальнего Востока. Здоровье. Медицинская экология. Наука 1: 11–18. [Shutikova A.L., Leonova G.N., Lubova V.A. 2019. Epizootological situation of tick-borne infections in 2018 in the south of the Far East. Health. Medical ecology. Science 1: 11–18. (In Russian)]. <https://doi.org/10.5281/zenodo.2592479>

FAUNA AND ABUNDANCE OF IXODID TICKS AND THEIR INFECTION
OF PATHOGENS DANGEROUS FOR HUMANS
ON POPOV ISLAND (PRIMORSKY KRAI)

A. Ya. Nikitin, T. V. Zvereva, Yu. A. Verzhutskaya, A. V. Lyapunov,
D. M. Rudakov, V. Yu. Kolesnikova, N. S. Gordeiko, E. I. Andaev

Keywords: ixodid ticks, Primorye Islands, abundance, infection rate of pathogens

SUMMARY

During epizootological examination of the Popov Island (Primorsky Territory) in May 23–25, 2022, four species of hard ticks were recorded by collection from vegetation: *Ixodes pavlovskiyi pavlovskiyi* Pomerantsev, 1946 (77.5% of the total all individuals), *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (15.3%), *Haemaphysalis concinna* Koch, 1844 (4.5%), and *Haemaphysalis japonica douglasi* Nuttall et Warburton, 1915 (2.7%). A total of 651 tick specimens were collected. In previous years (1982 and 2014), these four species of ixodid ticks were also recorded here. In the territory of the island ticks are distributed unevenly. A local site was revealed (Cape Likander), where the abundance of ixodid ticks reached 100 individuals per hour. In an individual study of 387 ticks of four species by PCR, the RNA / DNA of pathogens were detected only among 346 individuals from the genus *Ixodes*. Tick-borne encephalitis virus was registered in $0.9 \pm 0.50\%$ of ticks, *Borrelia* – in $37.0 \pm 2.60\%$, causative agents of human monocytic ehrlichiosis – in $9.0 \pm 1.54\%$, causative agents of human anaplasmosis – in $7.2 \pm 1.39\%$ of ixodids. Observed values of the population density of hard ticks and their infection with pathogens do not allow classifying the territory of the Popov Island as epidemiologically low-risk area; therefore, a complex of preventive measures is required.

Рецензия на книгу

“Climate, Ticks and Disease”

Edited by Pat Nuttall. CABI, United Kingdom, 2022, 592 pp.

ISBN-13: 978-1-78924-963-7 (hardback)

978-1-78924-964-4 (ePDF)

978-1-78924-965-1 (ePub)

«Климат, Клеши и Болезни»

Под редакцией Pat Nuttall. CABI, Соединенное Королевство, 2022, 592 с.

© 2022 г. И. В. Успенский*

Еврейский университет в Иерусалиме, Израиль

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

DOI: 10.31857/S0031184722050052, EDN: FHHPMY

На протяжении последних десятилетий происходят масштабные изменения климата Земли и, прежде всего, прогрессивное повышение средних температур (глобальное потепление). Это создает необходимость выявления возможных последствий изменений климата для различных аспектов человеческой жизни. Международный Центр Сельскохозяйственных и Биологических Наук (CABI International) начал издавать серию коллективных монографий, посвященных этой проблеме (CABI Climate Change Series). Рецензируемая книга, посвященная возможным воздействиям климатических изменений на кровососущих клещей и передаваемые ими болезни, представляет собой 12-й выпуск данной серии. Обзоры на данную тему публикуются регулярно, однако, настоящая книга – это первая попытка собрать под одной обложкой мнения большой группы ученых – акарологов, паразитологов, вирусологов, эпидемиологов, специалистов по моделированию и пр.

Составитель и редактор книги Пат Наттелл (Pat Nuttall), почетный профессор Университета Оксфорда, всемирно известный специалист по физиологии и биохимии клещей и вирусным инфекциям, передаваемым клещами, собрала впечатляющий авторский коллектив. Около 150 специалистов из разных стран, расположенных на 6 континентах, приняли участие в проекте, причем 2/3 участников составили представители европейских стран и США. Авторы, называемые «экспертами», индивидуально или группами, представили свое видение проблемы (соответственно, каждая глава именуется «экспертной оценкой» (expert opinion),

сокращенно «ео»). Книга открывается оглавлением, списком авторов и предельно кратким предисловием. Основной корпус книги состоит из 77 глав, объединенных в 3 основные секции (с разделением на подсекции). Каждая секция завершается синопсисом, составленным редактором. Последняя, 4-я секция, – это заключительный синопсис, также написанный редактором, дающий итоговую оценку материалов, представленных в книге. В конце книги имеется индекс. Все главы составлены по единому принципу и достаточно компактны, хотя имеются и исключения, когда объем явно превалирует над содержанием. К досадному издательскому огреху следует отнести отсутствие в тексте деления на секции и подсекции, заявленного в оглавлении, что затрудняет знакомство с книгой. В относительно краткой рецензии невозможно рассмотреть все представленные в книге материалы, поэтому внимание будет уделено, в первую очередь, главам, привлечшим наибольшее внимание рецензента.

Три основные секции озаглавлены в соответствии с названием книги – Климат, Клещи, Болезни. Первая секция (Климат), самая короткая, состоит всего из 6 глав, объединенных в 2 подсекции. Авторы рассматривают влияние климата на экосистемы, пригодные для существования клещей, и возможное воздействие климатических изменений, главным образом глобального потепления, на распространение клещей и передаваемых ими инфекций. Содержание глав основано на экстраполяции литературных и собственных данных и использовании различных моделей. В первой подсекции рассматриваются возможные изменения климата в Африке (с неоднократным указанием на неопределенность (uncertainty) оценок и предсказаний) и взаимосвязь климат-растительность в отношении к местам обитания клещей. В четырех главах второй подсекции обсуждаются возможности моделирования последствий изменений климата и повышения точности предлагаемых моделей. Привлекает внимание попытка прогнозирования изменений нозоареала болезни Лайма (клещевого боррелиоза) (Cox et al., ео3) с использованием методики «pattern scaling», предложенной одним из авторов данной главы (Huntingford), которая позволяет уменьшить неопределенность предсказаний. В этой секции, по мнению рецензента, очень не хватает вводной главы, затрагивающей общие проблемы изменения климата Земли с учетом не только влияния парниковых газов, но и таких не зависящих от человека факторов как аномальное поведение земного ядра, прецессия земной оси и т.д.

Вторая секция (Клещи) состоит из четырех подсекций. Ее цель – оценить пластичность (resilience) клещей и их способность к адаптации в изменяющихся условиях окружающей среды. Пожалуй, наибольший интерес представляет первая подсекция (7 глав), посвященная влиянию климатических изменений на физиологию клещей. Авторы обсуждают механизмы, обеспечивающие адаптивные способности клещей. Темы некоторых глав ранее практически не затрагивались. В первую очередь, это касается влияния климата на нейробиологию клещей (Šimo, ео8). Тема клещевой микробиоты получила развитие лишь в два последних десятилетия, и сейчас фак-

тически идет процесс накопления данных. Тем интересней ознакомиться с главами о влиянии климатических факторов (прежде всего, температуры) на симбиотическую микрофлору клещей (Cabezas-Cruz, eo7; Gottlieb and Duron, eo10). Глава о влиянии климата на репродукцию и иммунитет клещей (Taylor and Ogihara, eo12) привлекает внимание помимо затронутой темы еще и тем, что модельным объектом служит представитель аргасовых клещей (подавляющее большинство материалов книги касается иксодовых клещей). Бенуа и Оувен (Benoit and Oven, eo 11) анализируют большой объем данных, касающихся способности клещей поддерживать свой водный баланс в условиях повышенной сухости. Механизмы, обеспечивающие такое поддержание, различаются у клещей обоих семейств (Wall and Alasmari, eo 13). В целом, материалы, представленные в данной подсекции, демонстрируют необходимость фундаментальных исследований для лучшего понимания реакций клещей на изменяющиеся условия окружающей среды.

Вторая подсекция (8 глав) рассматривает на популяционном уровне тенденции возможных изменений в распределении и численности клещей под воздействием трансформации климата. Большинство глав посвящены клещам Европы. Продвижение европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* в широтном направлении и увеличение его численности в эндемичных районах было достоверно отмечено в Норвегии и Швеции (Klær and Bødker, eo14). Возможно и опосредованное влияние климатических факторов на клещей через воздействие на их хозяев-прокормителей, в частности птиц. Показано, что потепление климата негативно влияет на жизнеспособность некоторых видов пернатых (Kelly et al., eo15). Изменения в распределении и численности клещей во многих случаях не зависят напрямую от повышения среднегодовых температур, но зависят от изменений в составе и численности хозяев и в структуре ландшафтов, происходящих как следствие деятельности человека (human-mediated). Это заключение, представленное в нескольких главах данной подсекции, в той или иной форме повторяется и во многих последующих главах. В нескольких главах затрагивается возможность заноса (и последующего укоренения) в странах Центральной и Северной Европы некоторых экзотических для них видов клещей, в частности *Hyalomma marginatum* и *Hu. rufipes* (Kar and Keles, eo17; Stachurski et al., eo18 и две цитированные выше главы). (Случаи заноса *Hu. rufipes* на территорию юга России и значимость этой проблемы для страны показаны в недавней работе Цапко (2022). Проникновение клещей рода *Hyalomma* даже в северные районы Европы уже более чем очевидно (McGinley et al., 2021) – И.У.).

Некоторые предположения, касающиеся таежного клеща *I. persulcatus*, найденного на территории Финляндии и Швеции, нуждаются в комментариях. Идея ограничения численности крупных млекопитающих как средства, могущего предотвратить распространение *I. persulcatus* в Скандинавии (Klær and Bødker, eo14), не выглядит реалистичной. Таежный клещ известен как поликсенный вид (host-opportunist),

способный к питанию на практически всех наземных позвоночных, населяющих его ареал (Филиппова, 1985; Коренберг и др., 2013; Uspensky, 2008, 2016), причем при неблагоприятных условиях он может питаться на обычно несвойственных ему хозяевах (Uspensky, Rubina, 1992). Предположение о его возможном заносе (и укоренении) из Скандинавии в Центральную Европу с птицами при их осенней миграции (Kelly et al., 2015) также выглядит крайне сомнительным. Активность всех паразитических фаз развития таежного клеща практически сходит на нет ко времени осенних миграций птиц, особенно в северных частях ареала (Филиппова, 1985; Korenberg, 2000; Uspensky, 2016). Помимо этого, если бы условия Центральной Европы соответствовали требованиям таежного клеща, его постепенное проникновение из основной части ареала (Россия, Белоруссия, Латвия) на запад уже произошло бы за счет миграций многочисленных хозяев-прокормителей.

Третья подсекция (8 глав) открывается анализом эволюционной истории клещей как группы (Mans, 2022), успешно пережившей несколько катастрофических изменений климата в истории Земли. Наличие хозяев-прокормителей и доступность подходящих биотопов есть те два фактора, которые определяли судьбу отдельных видов клещей в прошлом, и они же будут определять распределение, численность и выживание клещей при происходящих изменениях климата. Последующие главы этой подсекции касаются воздействия климатических изменений на экологию, распределение и границы ареалов отдельных видов клещей. Некоторые авторы отмечают неопределенность оценок из-за недостатка исходных данных. Привлекает внимание подробное изложение истории исчезновения и нового появления оленьего клеща *I. scapularis* на территории северо-восточных и средне-западных штатов США (Fish, 2026), которые последовали за уничтожением и позднейшим естественным восстановлением обширных лесных массивов, служащих местами обитания белохвостого оленя *Odocoileus virginianus* – основного прокормителя взрослой фазы клеща. В этом случае наблюдаемое с 1970-х гг. расширение ареала клеща никак не связано с изменениями климата, но лишь служит возрождению прежнего ареала, существенно уменьшенного ранее деятельностью человека. Представляет также интерес и взвешенная позиция автора в отношении таксономического статуса *I. scapularis*. Сходное восстановление ареала в северо-восточных штатах США отмечено для еще одного вида клещей, *Amblyomma americanum* (Eisen and Eisen, 2028), что было позднее подтверждено сравнительным анализом границ его ареала по старым публикациям, начиная с первого сообщения (1754) о находке этого вида (Rochlin et al., 2022). Ареал восточных популяций американского собачьего клеща *Dermacentor variabilis*, упоминаемого в той же главе, не претерпевал метаморфоз, описанных для двух предыдущих видов, в силу большей экологической пластичности и более широкого выбора хозяев-прокормителей для взрослых особей этого вида (согласно новым данным (Lado et al., 2021), восточные и западные популяции этого клеща должны рассматриваться как самостоятельные

виды – И.У.). Внимание привлекает глава, касающаяся биологических характеристик *Haemaphysalis longicornis* (Umemiya-Shirafuji, eo27), с учетом заноса и укоренения этого вида в США (Rochlin, 2019; Schappach et al., 2020). В четвертой подсекции (всего 3 главы) рассматривается возможное влияние климатических изменений на векторные способности (vectorial capacity) некоторых клещей в отношении переносимых ими патогенных микроорганизмов. При этом авторы опираются на данные о предполагаемом изменении границ ареалов переносчиков. Отмечается (Filatov and Rego, eo 31), что в отношении аргасовых клещей такие предположения значительно более проблематичны из-за их сравнительно слабой изученности по сравнению с иксодидами.

Третья секция (Болезни) составляет около 2/3 от общего объема книги и состоит из четырех подсекций с 45 главами. В первой подсекции (14 глав) разбираются различные аспекты взаимоотношений в триаде переносчик–хозяин–возбудитель и зависимость этих отношений от изменений климата. Во вступительной главе (de la Fuente and Villar, eo33) рассматривается эволюция взаимоотношений между членами триады; авторы предполагают, что воздействие на механизмы, определяющие эти отношения, может способствовать снижению заболеваемости инфекциями, передаваемыми клещами. Влияние глобального потепления на широтный сдвиг границ ареалов клещей в наибольшей степени проявляется у их северных границ (*I. ricinus* в Скандинавии, *I. scapularis* на северо-востоке США и в прилегающих южных районах Канады) (Estrada-Peña et al., eo34; Mysterud, eo35). Необходимость выяснить, как зараженность клещей одновременно двумя и более патогенами (co-infection) влияет на их жизнеспособность и способность к передаче этих патогенов, подчеркивается Пфедером с соавторами (Pfeffer et al., eo38). Авторы приводят доводы «за» и «против» влияния климатических изменений на уровень коинфицированности клещей, причем, по мнению рецензента, доводы «против» выглядят более весомо. Попытка моделирования (Wu and Zhang, eo39) процесса передачи патогенов от клеща клещу при совместном питании на хозяине (co-feeding transmission) не выглядит убедительной. Указанное явление, многие составляющие которого еще недостаточно изучены, требует более глубокого подхода, чем тот, который демонстрируют авторы данной главы. Глава о важности человеческого фактора (демография, поведение) для прогноза реальной опасности очагов инфекций, передаваемых клещами (Telford, eo40), написанная в свойственной автору полемической манере, представляет несомненный интерес. Обращается внимание на тот факт, что поведение людей также будет меняться вслед за изменением климата (что еще больше увеличит неопределенность прогнозов – И.У.). Любопытно обращение автора к опыту, полученному им при работе в Пермской области вместе с московскими коллегами. Влияние фенологических показателей клещей из группы *I. ricinus* (группа *I. persulcatus* согласно Филипповой (1969) – И.У.) на передачу возбудителей и возможное вмешательство климатических изменений в этот процесс рассматриваются в следующей главе (Diuk-Wasser, eo41). Взаимоотношения

возбудителей из рода *Anaplasma*, привлекающих все большее внимание исследователей, в триаде переносчик–хозяин–возбудитель и в связи с изменениями климата рассматриваются Зоненшайном (Sonenshine, eo42). В последней главе данной подсекции (Huang et al., eo46) дается обзор небольшого количества работ, посвященных влиянию микроклиматических факторов на инфекционный процесс при заражении РНК-вирусами, переносимыми клещами.

Во второй и третьей подсекциях рассматриваются инфекции, передаваемые клещами человеку (11 глав) и одомашненным животным (4 главы), соответственно. Длительные (на протяжении почти 50-ти лет) наблюдения за *I. ricinus* в Чешской Республике позволили достоверно задокументировать сдвиг высотной границы распространения клеща на 300-500 м вверх параллельно с подъемом среднегодовой температуры воздуха (Danielová and Daniel, eo47). На территориях, вновь освоенных клещами, были выявлены очаги клещевого энцефалита. Там же у клещей были обнаружены спирохеты – возбудители клещевого боррелиоза (Rudenko et al., eo49). Интерес представляет глава (Rubel, eo50), посвященная влиянию климатических изменений на заболеваемость клещевым энцефалитом в горных районах Германии, Австрии и Швейцарии, объединяемых в Большой альпийский регион (Greater Alpine Region). В отдельных главах рассматриваются возможные влияния климатических изменений на такие инфекции как вирусные геморрагические лихорадки, передаваемые клещами, риккетсиозные инфекции из группы пятнистых лихорадок, Кьясанурская лесная болезнь, возвратная лихорадка, переносимая аргасовыми клещами, тяжелая лихорадка с синдромом тромбоцитопении. Глава, посвященная болезням, возбудители которых переносятся комарами (Turell, eo57), не выглядит здесь инородным телом. Автор приводит данные, доказывающие, что температура среды достоверно влияет на передачу этих возбудителей. Что касается возбудителей болезней человека, передаваемых клещами, такие данные пока что отсутствуют. С другой стороны, социально-экономические факторы, влияющие на передачу возбудителей комарами в городах, могут стать актуальными и для инфекций, передаваемых клещами, по мере того как клещи становятся существенным компонентом городской среды (Успенский, 2017). В последних главах дается прогноз изменений в передаче вируса африканской свиной лихорадки клещами рода *Ornithodoros* и в передаваемых клещами болезнях крупного рогатого скота в Великобритании и Пакистане.

В четвертой подсекции (16 глав) представлена информация о влиянии климатических факторов на распространение и численность клещей, а также на встречаемость переносимых ими инфекций в различных странах и регионах. Привлекает внимание подробный обзор ситуации в Центральной Европе (Kazimirova, eo62). Новые очаги клещевого энцефалита были обнаружены на большей, чем прежде, высоте в горных районах Австрии и Словакии. Автор отмечает изменение границ ареалов некоторых видов европейских клещей, прежде всего *I. ricinus* и *Dermacentor reticulatus*. Данные

многолетних наблюдений за состоянием популяций *I. persulcatus* в разных регионах Российской Федерации вместе с официальными данными о заболеваемости клещевым энцефалитом и клещевыми боррелиозами за несколько десятилетий представлены Коренбергом (Korenberg, со63). Не было обнаружено существенного влияния изменений климата как на таежных клещей, так и на заболеваемость указанными инфекциями. Значительное увеличение числа заболевших клещевым энцефалитом в 1990-е гг. хорошо коррелирует с происходившими в тот период социо-экономическими изменениями. В последующих главах собрана информация по затрагиваемой в данной подсекции проблематике для стран Карибского бассейна, Ближнего и Среднего Востока, различных районов Африки, а также для отдельных стран (США, Канада, Китай, Турция). Сдвиг границы ареала *I. scapularis* к северу задокументирован в южных провинциях Канады и связывается с климатическими изменениями (Leighton et al., со73). В странах Африки, чисто антропогенные факторы (завоз инфицированного скота из Бразилии, массовые перегоны скота) в сочетании с меняющимися климатическими условиями (увеличение осадков, температурные инверсии) существенно повлияли на расширение ареалов клещей-переносчиков и рост заболеваемости крупного рогатого скота (Githaka et al., со70). Две главы посвящены клещам и переносимым ими инфекциям в Великобритании (Gilbert, со74; Medlock and Hansford, со75), причем основное внимание уделено европейскому лесному клещу и клещевому боррелиозу. Подъем численности *I. ricinus* и повышение заболеваемости в Шотландии (со74) связываются, главным образом, с ростом численности оленей, основных прокормителей клещей, и изменениями в поведении людей, которые проводят больше времени на природе в более благоприятных погодных условиях. Политика расширения площадей под лесопосадки (green recovery) также способствует росту численности клещей и заболеваемости людей. Озеленение городов благоприятствует укоренению в них клещей (со75). Повышение температур сильнее влияет на заносные виды клещей, чем на виды, свойственные данному региону (со75). Авторы обеих глав подчеркивают комплексное влияние изменений климата на клещей через изменения ландшафтов, биотопов, хозяев и другие факторы. Петерсон (Pettersson, со76) отмечает, что существующая практика финансирования научных работ не способствует проведению глубоких исследований, необходимых для понимания результатов климатических изменений в долгосрочной перспективе. Последняя глава (McCoу, со77) касается клещей, паразитирующих на морских птицах в прибрежных и островных биотопах, и переносимых ими инфекций.

Последняя, 4-я, секция, составленная редактором книги, содержит заключения и прогнозы, сделанные на основе материалов, представленных авторами-экспертами. Подчеркивается, что достоверная оценка изменений в распределении и численности клещей (также как и в частоте заболеваемости) возможна только при многолетнем мониторинге. Для того, чтобы предотвратить проникновение клещей (и передаваемых

ими инфекций) в новые районы необходимы внедрение интегрированных систем контроля численности клещей и разработка инновационных подходов к борьбе, а также создание новых средств диагностики инфекционных агентов. По мнению редактора, согласного в этом с другими авторами, сокращение антропогенной эмиссии парниковых газов было бы лучшим решением проблем, создаваемых изменениями климата. (Запас парниковых газов, которые могут освободиться при таянии вечной мерзлоты, превышают антропогенную эмиссию на несколько порядков (Зимов, 2022; Melchert et al., 2022), но до последнего времени этот феномен не попадал в поле зрения климатологов. Следует учитывать и значительное выделение парниковых газов, прежде всего метана, заболоченностями тропической Африки (Shaw et al., 2022). – И.У.).

Рецензент считает необходимым прокомментировать некоторые мнения и заключения авторов отдельных глав. Долгосрочные прогнозы, сделанные рядом авторов, эмпирически или на основании различных моделей, воспринимаются с большой долей скептицизма, особенно когда они рассчитаны на 50 и даже 80 лет (до 2100 г.) вперед. Яркий пример неудачного прогноза даже на 20 лет обсуждается в главе, составленной Рубелем (Rubel, eo50, p. 357). На основании достаточно аккуратных оценок изменений климата с 2000 г. до 2020-х гг., было предсказано (Randolph and Rogers, 2000), что к концу указанного периода в ряде стран Центральной Европы заболеваемость клещевым энцефалитом будет сведена к нулю. Как можно видеть из материалов, представленных в рецензируемой книге (например, в главах eo47 и eo62, см. также Jenkins et al., 2022; Wondim et al., 2022), настоящая реальность весьма далека от предсказываемой.

Некоторые прогнозы опираются фактически на изменения единственного, хотя и исключительно важного, параметра – температуры. Учитывая постоянную тенденцию повышения температуры, авторы прогнозов игнорируют возможное влияние других климатических факторов, а также сложные взаимоотношения между динамикой численности популяций клещей-переносчиков, их хозяев-прокормителей и заболеваемостью людей или животных. Как пример, можно сослаться на главы, касающиеся таяния вечной мерзлоты. Так, в одной из глав (Černý et al., eo67) предрекается сдвиг ареала *I. persulcatus* резко к северу вслед за повышением среднегодовых температур. При этом, в другой главе (Gould and de Lamballerie, eo36, p. 257) утверждается, что таяние вечной мерзлоты создает условия, при которых «большинство форм жизни не могли бы выжить» (здесь и далее перевод рецензента) из-за массивных выделений метана. (Согласно ряду работ, опасность значительных выделений метана в атмосферу при таянии вечной мерзлоты сильно преувеличена (Dean et al., 2018; Thalasso et al., 2020), тогда как превращение районов вечной мерзлоты в заболоченные территории с множеством водоемов, вряд ли пригодные для жизни большинства животных (Kreplin et al., 2021; Olefeldt et al., 2021), более чем реально. В целом же, ситуация с последствиями таяния вечной мерзлоты не удостоивается пока должного внимания специалистов – И.У.).

В связи с вышесказанным, уместно процитировать одного из наиболее авторитетных акарологов (Sonenshine, со42, р. 297): «Всякие предсказания ... нужно принимать с большой осторожностью в связи с вовлеченностью большого числа биотических, абиотических и связанных с деятельностью человека факторов». Другой весьма авторитетный специалист (Korenberg, со63) считает, что даже краткосрочные прогнозы часто оказываются спорными. Можно констатировать, что исследователи, имеющие большой опыт полевых наблюдений (включая рецензента), оказываются главными скептиками в отношении возможностей предсказания будущих изменений, касающихся клещей и передаваемых ими инфекций.

Как и в любом сборнике с большим количеством авторов, можно отметить повторы информации общего плана в разных главах (особенно это касается сведений о векторных способностях европейского лесного клеща). Однако, в целом, собрание мнений и оценок большой группы специалистов по широкому кругу вопросов, связанных с изменениями климата применительно к кровососущим клещам и передаваемым ими инфекциям, крайне интересно и заслуживает анализа. Распределение и численность клещей-переносчиков сдвигаются ключевыми моментами в большинстве исследований. Можно считать установленным, что ареалы таких видов как *I. ricinus* и *I. scapularis* расширяются к северу и на большие высоты в горных местностях вслед за повышением средних температур воздуха, и что этот процесс сопровождается появлением передаваемых клещами инфекций на «захваченных» ими территориях. (Заслуживает внимания тщательный анализ литературных данных, затрагивающих изменения ареалов *I. ricinus* и *I. persulcatus* за последние 50 лет, проделанный Коротковым (2021) – И.У.). С большой долей уверенности можно говорить о возможности укоренения в южных районах Европы некоторых экзотических видов клещей из рода *Hyalomma*. Можно также достоверно утверждать, что помимо температурного ряд других факторов, и, прежде всего, вызванных деятельностью человека, оказывают существенное влияние на изменения в распределении и численности клещей. Книга ценна, однако, не только доказательством некоторых существенных фактов, но и указанием на наличие белых пятен в наших знаниях. Прежде всего, это касается недостаточности информации о видовом составе клещей и связанных с клещами инфекциях для ряда стран и областей. Приходится согласиться с одним из авторов, когда она пишет (Foley, со37, р. 259-269) о «скудости (dearth) качественных и тщательно проанализированных данных о клещах и передаваемых ими инфекциях», что ведет к множеству неверных оценок и рекомендаций. В целом, предстоит еще проделать большой объем исследований, чтобы быть в состоянии разобраться в многочисленных аспектах влияния климатических изменений на клещей и связанные с ними болезни. В наибольшей степени это касается долгосрочных наблюдений за состоянием популяций клещей в разных регионах и фундаментальных работ по расшифровке внутренних процессов в организме клещей как реакции на изменения факторов окружающей среды.

Редактор книги, проф. Пат Наттелл, заслуживает безусловного признания за огромный труд, проделанный ею при подготовке данного издания, – формирование коллектива авторов, составление плана книги, определение формата глав, анализ и сверка присланных текстов, написание исключительно информативных синопсисов к каждому разделу и ко всей книге. При этом редактирование текстов было, по-видимому, минимальным, что позволяет в полной мере судить о взглядах и предположениях автора/ов отдельных глав.

Рецензируемая книга предлагает обширный материал для осмысления и оценки специалистам во многих дисциплинах, прежде всего медицинским и ветеринарным акарологам, энтомологам, зоологам, паразитологам, но также экологам, эпидемиологам и работникам здравоохранения. Желательность ее приобретения соответствующими библиотеками не вызывает сомнений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зимов С. 2022. Таяние мерзлоты – прямая угроза для климата. Курьер ЮНЕСКО. [Zimov S. 2022. Thawing permafrost is a direct threat to the climate. The UNESCO Courier.]. Режим доступа: <https://courier.unesco.org/ru/articles/sergey-zimov-thawing-permafrost-direct-threat-climate.pdf>
- Коренберг Э.И., Помелова В.Г., Осин Н.С. 2013. Природноочаговые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами. М.: Наука, 464 с. [Korenberg E.I., Pomelova V.G., Osin N.S. 2013. Infections with natural foci transmitted by ixodid ticks. Moscow, Nauka, 464 pp. (in Russian)].
- Коротков Ю.С. 2021. Изменение ареалов *Ixodes ricinus* и *Ixodes persulcatus* на протяжении полувека. В кн. Погодина В.В., Ишмухаметов А.А. (ред.) Эволюция клещевого энцефалита. М., ТФП, 139–149. [Korotkov Yu.S. 2021. Change in the ranges of *Ixodes ricinus* and *Ixodes persulcatus* over half a century. In: Pogodina V.V., Ishmukhametov A.A. (eds.). Evolution of tick-borne encephalitis. Moscow, TFP, 139–149. (in Russian)].
- Успенский И.В. 2017. Кровососущие клещи (Acarina, Ixodoidea) как существенный компонент городской среды. Зоологический журнал 96 (8): 871–898. [Uspensky I.V. 2017. Bloodsucking ticks as an essential component of the urban environment. Zoologicheskii zhurnal 96: 871–898. (in Russian)]. <https://doi.org/10.7868/S0044513417060113>
- Филиппова Н.А. 1969. Таксономические аспекты изучения клещей рода *Ixodes* Latr. (Ixodoidea, Ixodidae) – переносчиков вируса клещевого энцефалита. Энтомологическое обозрение 48 (3): 675–683. [Filippova N.A. 1969. Taxonomic aspects of studying ticks of the genus *Ixodes* Latr. (Ixodoidea, Ixodidae), vectors of the tick-borne encephalitis virus. Entomologicheskoye obozreniye 48: 675–683. (in Russian)].
- Филиппова Н.А. (Ред.) 1985. Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение. Л., Наука, 416 с. [Filippova N.A. (Ed.). 1985. Taiga tick *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Morphology, systematics, ecology, medical importance. Leningrad, Nauka, 416 pp. (in Russian)]
- Цапко Н.В. 2022. Перенос мигрирующими птицами на юг России клещей *Hyalomma rufipes*, Koch, 1844 – переносчиков вируса Конго-Крымской геморрагической лихорадки: Эпидемиологический аспект. Российский журнал биологических инвазий 1: 129–135. [Tsapko N.V. 2022. Importation of *Hyalomma rufipes*, Koch, 1844, vectors of the Crimean-Congo haemorrhagic fever virus, to the south Russia by migrating birds: epidemiological aspect. Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii 1: 129–135. (in Russian)]. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-1-129-135>

- Dean J.F., Middelburg J.J., Röckmann T., Aerts R., Blauw L.G., Egger M., Jetten M.S.M., de Jong A.E.E., Meisel O.H., Rasigraf O., Slomp C.P., Zandt M.H., Dolman A.J. 2018. Methane feedbacks to the global climate system in a warmer world. *Reviews of Geophysics* 56: 207–250. <http://doi.org/10.1002/2017RG000559>
- Jenkins V.A., Silbernagl G., Baer L.R., Hoet B. 2022. The epidemiology of infectious diseases in Europe in 2020 versus 2017-2019 and the rise of tick-borne encephalitis (1995–2020). *Ticks and Tick-Borne Diseases* 13: 101972. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2022.101972>
- Korenberg E.I. 2000. Seasonal population dynamics of *Ixodes* ticks and tick-borne encephalitis virus. *Experimental and Applied Acarology* 24: 665–681. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2022.101972>
- Kreplin H.N., Santos-Ferreira C.S., Destouni G., Keesstra S.D., Salvati L., Kalantari Z. 2021. Arctic wetland system dynamics under climate warming. *WIREs Water* 8: e1526. <https://doi.org/10.1002/wat2.1526>
- Lado P., Glon M.G., Klompen H. 2021. Integrative taxonomy of *Dermacentor variabilis* (Ixodida: Ixodidae) with description of a new species, *Dermacentor similis* n.sp. *Journal of Medical Entomology* 58: 2216–2227. <https://doi.org/10.1093/jme/tjab134>
- McGinley L., Hansford K., Cull B., Gillingham E.L., Carter D.P., Chamberlain J.F., Hernandez-Triana L.M., Phipps L.P., Medlock J.M. 2021. First report of human exposure to *Hyalomma marginatum* in England: Further evidence of a *Hyalomma* moulting event in north-western Europe? *Ticks and Tick-borne Diseases* 12: 101541. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2020.101541>
- Melchert J.O., Wischhöfer P., Knoblauch C., Eckhardt T., Liebner S., Rethemeyer J. 2022. Sources of CO₂ produced in freshly thawed Pleistocene-age Yedoma permafrost. *Frontiers in Earth Science*. <https://doi.org/10.3389/feart.2021.737237>.
- Olefeldt D., Heffernan L., Jones M.C., Sannel A.B.A., Treat C.C., Turetsky M.R. 2021. Permafrost thaw in northern peatlands: Rapid changes in ecosystem and landscape functions. *Ecosystem Collapse and Climate Change*. Springer Nature, pp. 27–67. https://doi.org/10.1007/978-3-030-71330-0_3
- Randolph S.E., Rogers D.J. 2000. Fragile transmission cycle of tick-borne encephalitis virus may be disrupted by predicted climate change. *Proceedings of the Royal Society. B. Biological Sciences* 267: 1741–1744. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1204>
- Rochlin I. 2019. Modelling the Asian longhorned tick (Acari: Ixodidae) suitable habitat in North America. *Journal of Medical Entomology* 56: 384–391. <https://doi.org/10.1093/jme/tjy210>
- Rochlin I., Egizi A.M., Lindström A. 2022. The original scientific description of the lone star tick (*Amblyomma americanum*, Acari: Ixodidae) and implications for the species' past and future geographical distributions. *Journal of Medical Entomology* 59: 412–420. <https://doi.org/10.1093/jme/tjab215>
- Schappach B.L., Krell R.K., Hombostel V.L., Connally N.P. 2020. Exotic *Haemaphysalis longicornis* (Acari: Ixodidae) in the United States: Biology, ecology, and strategies for management. *Journal of Integrated Pest Management* 11: 21. <https://doi.org/10.1093/jipm/pmaa019>
- Shaw J.T., Allen G., Barker P., Pitt J.R., Pasternak D., Bauguitte S.J.-B., et al. (26 authors) 2022. Large methane emission fluxes observed from tropical wetlands in Zambia. *Global Biogeochemical Cycles* 36: e2021GB007261. <https://doi.org/10.1029/2021GB007261>
- Thalasso F., Sepulveda-Jaurequi A., Gandois L., Martinez-Cruz K., Gerardo-Nieto O., Astorga-España M.S., Teisserenc R., Lavergne C., Tananaev N., Barret M., Cabrol L. 2020. Sub-oxycline methane oxidation can fully uptake CH₄ produced in sediments: Case study of a lake in Siberia. *Scientific Reports* 10: 3423. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-60394-8>
- Uspensky I. 2008. Taiga tick *Ixodes persulcatus* Schulze (Acari: Ixodida: Ixodidae). *Encyclopedia of Entomology*, 2nd Edition. Springer Science. Vol. 4. P. 3687–3690. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_2349
- Uspensky I. 2016. The taiga tick *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae), the main vector of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in Eurasia. *Lyme Disease*. SMGroup e-book. Access: <https://www.smgebooks.com/lymedisease/chapters/LD-16-02.pdf>

- Uspensky I., Rubina M. 1992. Host substitution by *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae) larvae in the years of deep depression in the abundance of small mammals. *Folia Parasitologica* 39: 171–176.
- Wondim M.A., Czupryna P., Pancewicz S., Kruszezwska E., Groth M., Moniuszko-Malinowska A. 2022. Epidemiological trends of trans-boundary tick-borne encephalitis in Europe, 2000–2019. *Pathogens* 11: 704. <https://doi.org/10.3390/pathogens11060704>

BOOK REVIEW

“Climate, Ticks and Disease”

Edited by Pat Nuttall. CABI, United Kingdom, 2022, 592 pp.

ISBN-13: 978-1-78924-963-7 (hardback), 978-1-78924-964-4 (ePDF),
978-1-78924-965-1 (ePub)

I. V. Uspensky