

СОДЕРЖАНИЕ

Том 55, № 6, 2021

Фибриногенподобные белки гастропод	443
<i>Прохорова Е. Е., Атаев Г. Л.</i>	
Эндобионтные инфузории из рубца косули сибирской <i>Capreolus pygargus</i>	465
<i>Корнилова О. А., Чистякова Л. В., Серёдкин И. В., Грабарник И. П.</i>	
Разнообразие переносчиков чумы: блохи рода <i>Frontopsylla</i> Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Leptopsyllidae)	476
<i>Медведев С. Г., Вержуцкий Д. Б., Котти Б. К.</i>	
Активность гемипопуляций имаго таёжного клеща (<i>Ixodes persulcatus</i> Schulze, 1930) в сочетанных природных очагах клещевого энцефалита и иксодовых клещевых боррелиозов южного Прибайкалья	496
<i>Мельникова О. В., Вершинин Е. А., Корзун В. М., Вержуцкая Ю. А., Якович Н. В., Адельшин Р. В., Трушина Ю. Н., Лопатовская К. В., Андаев Е. И.</i>	
Биологические особенности паразитоида <i>Tomicobia seitneri</i> (Hymenoptera: Pteromalidae) в еловых лесах Московской области	514
<i>Чилахсаева Е. А., Хегай И. В.</i>	
Авторский указатель статей за 2021 г. (том 55)	525

CONTENTS

Vol 55, No. 6, 2021

Fibrinogen-related proteins of Gastropoda molluscs	443
<i>Prokhorova E. E., Ataev G. L.</i>	
Endobiotic ciliates from the rumen of the roe deer	465
<i>Capreolus pygargus</i>	
<i>Kornilova O. A., Chistyakova L. V., Seryodkin I. V., Grabarnik I. P.</i>	
Diversity of plague vectors:	476
fleas of the genus <i>Frontopsylla</i> Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Leptopsyllidae)	
<i>Medvedev S. G., Verzhutsky D. B., Kotti B. K.</i>	
The activity of adult taiga ticks (<i>Ixodes persulcatus</i> Schulze, 1930)	496
hemipopulations in combined tick-borne encephalitis and tick-borne borrelioses	
natural foci of southern Baikal region	
<i>Mel'nikova O. V., Vershinin E. A., Korzun V. M., Verzhutskaya Yu. A.,</i>	
<i>Yakovchits N. V., Adel'shin R. V., Trushina Yu. N., Lopatovskaya K. V., Andaev E. I.</i>	
Biological traits of the parasitoid <i>Tomicobia seitneri</i> (Hymenoptera: Pteromalidae)	514
in spruce forests of Moscow province	
<i>Chilakhsaeva E. A., Khagai I. V.</i>	
Author Index Volume 55 (2021)	525

УДК 594.3+571.27+591.113

ФИБРИНОГЕНПОДОБНЫЕ БЕЛКИ ГАСТРОПОД

© 2021 г. Е. Е. Прохорова*, Г. Л. Атаев

Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена,
кафедра зоологии, лаборатория экспериментальной зоологии,
наб. р. Мойки, д. 48, Санкт-Петербург, 191186 Россия
*e-mail: elenne@mail.ru

Поступила в редакцию 12.08.2021 г.

После доработки 30.08.2021 г.

Принята к публикации 01.09.2021 г.

К фибриногенподобным белкам (fibrinogen-related proteins, FREP) относятся кальций-зависимые лектины, имеющие в своем составе один фибриногеновый и один или два иммуноглобулиновых домена. Для FREP гастропод характерна уникальная среди патогенраспознающих молекул беспозвоночных способность к соматической диверсификации. Структура кодирующих FREP геномных участков подразумевает возможность альтернативного сплайсинга и соматического мутагенеза. С момента открытия у моллюсков *Biomphalaria glabrata* FREP были описаны у многих гастропод. В настоящее время выделяют как минимум 14 подсемейств FREP. FREP разных подсемейств избирательно участвуют в иммунном ответе на патогены различной природы. В частности, подтверждена роль FREP в защитных реакциях на трематодную инвазию и в формировании резистентности моллюсков к трематодам конкретных видов. Предполагаемые функции FREP разнообразны – от распознавания чужеродного до опсонизации и нейтрализации патогенов. Несмотря на обилие работ, посвященных изучению и открытию новых FREP моллюсков, в отечественной литературе этот вопрос почти не обсуждался. Соответственно, основная цель данной статьи – анализ сведений о FREP гастропод и обсуждение места FREP среди патогенраспознающих рецепторов моллюсков.

Ключевые слова: фибриногенподобные белки (FREP), гастроподы, трематодная инвазия, резистентность, патогенраспознающие рецепторы, врожденный иммунитет

DOI: 10.31857/S0031184721060016

В последнее время заметно возрос интерес к исследованиям в области сравнительной иммунологии. Среди беспозвоночных одной из наиболее изучаемых моделей являются брюхоногие моллюски. Во многом это внимание обусловлено их ролью промежуточных хозяев в жизненных циклах трематод. Изучение защитных реакций проводится как на улитках из природных популяций, так и на лабораторных линиях моллюсков, с разной степенью резистентности по отношению к трематодной инвазии. Одними из основных вопросов при изучении паразито-хозяинных систем являются определение механизмов совместимости паразита и хозяина и определение степени специфичности этого взаимодействия (Connors, 2003; Атаев и др., 2020). Взаимодей-

ствия между организмами происходят на уровне молекул – поверхностных рецепторов и их лигандов. Соответствие поверхностных и секретируемых антигенов паразита и хозяина определяет особенности этого взаимодействия и совместимость паразито-хозяинной системы.

Распознавание чужеродного – центральное событие иммунного ответа. Особенности этого процесса лежат в основе фундаментальной классификации типов иммунитета. Считается, что беспозвоночные животные являются обладателями системы врожденных защитных реакций (см.: Атаев и др., 2020). В основе распознавания в системе врожденного иммунитета лежит способность различать так называемые образцы патогенности, или патоген-ассоциированные молекулярные паттерны (pathogen-associated molecular pattern, PAMP), сигнализирующие о возможности опасности их носителя (Janeway, Medzhitov, 2002). Распознавание PAMP происходит с помощью патогенраспознающих рецепторов (pattern recognition receptors, PRR), представленных как на иммунocyтах, так и на других клетках (эпителиальных, нервных, соединительнотканых и др.). PRR очень разнообразны, но самой представленной среди них является группа Toll-подобных рецепторов и лектинов (см. Атаев и др., 2020).

Лектины беспозвоночных животных хорошо изучены. Их функции в системе иммунитета беспозвоночных не ограничиваются распознаванием PAMP (см.: Vasta, Ahmed, 2009). Лектины обладают агглютинирующей активностью и опсонизируют патогены, усиливая их фагоцитоз или инкапсуляцию (Кокряков, 2006). Роль лектинов в распознавании и уничтожении партенит трематод была убедительно показана в 80-х годах прошлого века в многочисленных экспериментах с заражением моллюсков *Biomphalaria glabrata* трематодами *Schistosoma mansoni* и *Echinostoma paraensei*. В частности, было подтверждено наличие в плазме моллюсков, которые относились к резистентным к трематодной инвазии линиям, агглютинирующих факторов, которых не было в плазме особей чувствительных линий (Loker et al., 1984, 1994; Bayne et al., 1986; Couch et al., 1990). В экспериментах *in vitro* было показано, что *Biomphalaria glabrata*, зараженные трематодами *Echinostoma paraensei*, продуцируют белки, которые связывают экскреторно-секреторные продукты (ЭСП) трематод, полученные при культивировании спорозист. У моллюсков, иммунизированных бактериями, или незараженных особей таких реакций не наблюдалось (Hertel et al., 1994; Adema et al., 1997). Это привело исследователей к мысли о том, что именно трематодная инвазия приводит у биомфаларии к выработке и, как следствие, повышению концентрации гуморальных защитных белков (вероятно, лектинов).

В дальнейшем было установлено, что с ЭСП *E. paraensei* связываются три группы молекул гемолимфы (Monroy, Loker, 1993; Hertel et al., 1994; Adema et al., 1997) с молекулярным весом 65, 80–120 и 200 кДа. При этом *in vitro* связывание с ЭСП избирательное и зависит от их концентрации в плазме. При добавлении 1 мкл ЭСП в гемолимфу моллюсков *Biomphalaria glabrata*, зараженных *Echinostoma paraensei*, в образующемся осадке с 4-го по 14-й день обнаруживаются белки из фракций 200 кДа и 80–120 кДа. При добавлении 10 мкл ЭСП в гемолимфу зараженных моллюсков они связываются белками из фракции с молекулярным весом 65 кДа. Белки детектируются со 2-го по 8-й день после заражения (п.з.). Интересно, что обработка гемолимфы одного и того же моллюска разным количеством ЭСП приводит к образованию обоих вариантов преципитатов.

В 1997 г. были секвенированы частичные аминокислотные последовательности четырех пептидов из 65 кДа фракции белков, выделенных из плазмы М-линии *Biomphalaria glabrata* (Adema et al., 1997). Было установлено, что белки функционируют как кальций-зависимые лектины, связывающиеся с остатками L-фукозы. Выявленные пептидные последовательности были использованы для предсказания соответствующих нуклеотидных последовательностей. Их анализ показал, что N-концевая часть пептидов содержит участок, гомологичный домену иммуноглобулинового суперсемейства (immunoglobulin-superfamily like domain, IgSF домен), а С-концевая область – фибриногеновый домен (fibrinogen-like domain, FBG домен). Анализ экспрессии показал, что при заражении трематодами *Echinostoma paraensei* количество транскриптов возрастает в три раза и коррелирует с ростом числа гемоцитов.

Большая часть данных о FREP гастропод получена для моллюсков *Biomphalaria glabrata* – промежуточных хозяев трематод *Schistosoma mansoni*. Именно для биомфаларий впервые изучены защитные реакции гастропод в ответ на трематодную инвазию (Lie, Heyneman, 1976a, 1976b; Lie et al., 1982, 1983; Sullivan et al., 1982; Sire et al., 1998; Ataev, Coustau, 1999), бактериальное заражение (Cheng, 1975; Matricon-Gondran, Letocart, 1999), а также описан клеточный ответ моллюсков на трансплантаты органов и тканей улиток (Cheng, Jourdane, 1987; Jourdane, Cheng, 1987; Sullivan, 1990; Sullivan et al., 1998). За длительное время культивирования в лабораторных условиях путем направленных скрещиваний и отбора были выведены линии *Biomphalaria glabrata*, различающиеся по уровню резистентности к разным видам трематод (Newton, 1953; Richards, 1970; Richards, Shade, 1987; Lewis et al., 2001; см.: Атаев, Полевщиков, 2004; Атаев и др., 2005). Выявление генетических основ резистентности биомфаларий привело в том числе и к открытию геномных локусов, кодирующих FREP.

Классификация FREP

Первоначально было выделено четыре подсемейства FREP *Biomphalaria glabrata*, различающихся по нуклеотидным последовательностям, которые кодируют IgSF домены (Adema et al., 1997). Постепенно количество подсемействросло до 14 (Zhang et al., 2008). Белки, которые кодируются последовательностями, гомологичными на 90% и со сходством аминокислотной последовательности не менее чем на 85%, относят к одному подсемейству (Zhang et al., 2004). Классификация FREP затруднена, что обусловлено большой вариабельностью внутри некоторых подсемейств (например, FREP2) (Gordy et al., 2015). Кроме того, рост числа геномных и транскриптомных исследований привел к открытию новых представителей FREP, которые не могли быть классифицированы ни в одно из традиционных подсемейств (Adema et al., 2017; Galinier et al., 2017; Lu et al., 2020).

В 2017 г. была предложена альтернативная классификация (Galinier et al., 2017). Две любые последовательности FREP, идентичные более чем на 85%, были отнесены к одному классу и обозначены одной латинской буквой. FREP с одним доменом IgSF сгруппировали в классы от А до F, с двумя доменами – в классы от Н до М. Кодирующие их геномные локусы обозначили числами (например, C1 и C2).

В настоящее время используются обе классификации FREP, что значительно осложняет сопоставление получаемых результатов и описание вновь открытых FREP моллюсков других видов.

Структура, геномные локусы и особенности организации доменов FREP

FREP имеют уникальную доменную организацию. На N-конце полипептида находятся один или два IgSF домена, а на С-конце расположен FBG домен (Doolittle, 1992; Kurosava, Hashimoto, 1996; Adema et al., 1997). Между доменами располагаются промежуточные участки (ICR, interceding region). мРНК FREP может содержать 4 или 6 экзонов (рис. 1).

Несмотря на то, что недавно стали доступными данные анализа геномных участков, кодирующих FREP (Lu et al., 2020), на сегодняшний день основная информация о структуре молекул и участках генома, кодирующих FREP, – результат анализа транскриптомов. Многочисленные работы, посвященные изучению дифференциальной экспрессии факторов иммунного ответа у биомфаларий при трематодной инвазии, дали примерное представление о том, как устроены домены FREP и их гены (Mitta et al., 2005; Jiang et al., 2006; Guillou et al., 2007; Lockyer et al., 2008; Zhang et al., 2008; Zahoor et al., 2014; Lu et al., 2020).

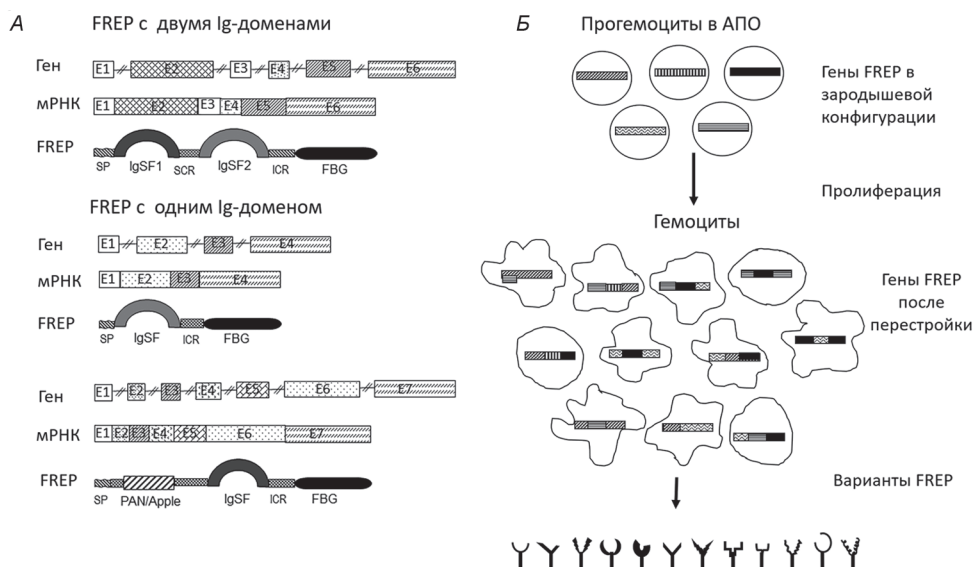


Рисунок 1. Организация генов, доменная организация и механизмы формирования разнообразия фибриногенподобных белков (FREP) (по: Атаев и др., 2020, с изменениями).

А – организация геномных локусов и доменная структура FREP. E1–E6 – экзоны, SP – сигнальный белок, IgSF – домен иммуноглобулинового суперсемейства, FBG – фибриногеновый домен, ICR – промежуточный участок, PAN/Apple – PAN/Apple-подобный домен. Для каждого FREP показан один из возможных вариантов мРНК. **Б** – схема формирования разнообразия FREP в онтогенезе моллюска (пояснения в тексте).

Figure 1. Organization of genomic loci, domain structure and mechanisms of formation of a variety of fibrinogen-like proteins (FREP) (see Ataev et al., 2020 with changes).

А – organization of genomic loci and domain structure of FREPs. E1–E6 – exons, SP – signaling protein, IgSF – domain of the immunoglobulin superfamily, FBG – fibrinogen domain, ICR – intermediate region, PAN/Apple – PAN/Apple-like domain. **Б** – scheme of the formation of the FREP diversity in the ontogeny of the mollusc (see text for explanations).

Гены FREP биомфаларии кластеризованы и расположены в непосредственной близости друг от друга и от фрагментов FREP-подобных последовательностей (Zhang et al., 2001; Gordy et al., 2015; Lu et al., 2020). Так, три гена FREP3 и один ген FREP14 локализованы в пределах геномной области 70000 пн. Вероятно, эти последовательности FREP возникли в результате дупликаций генов. Такая конфигурация генов предполагает большую пластичность и может обеспечить материал для диверсификации за счет конверсии генов. Кроме того, именно такая структура генов часто ассоциируется с соматическим мутагенезом. Биоинформатический анализ показал, что все гены FREP кодируют сигнальные пептиды, обеспечивающие секрецию белков (Chen et al., 2007; Hanington et al., 2010b).

Полная информация о кодирующих участках генома и аминокислотных последовательностях получена только для некоторых представителей FREP, преимущественно FREP2, 3, 4 и 7 (Gordy et al., 2015). Для всех FREP, у которых доступны последовательности интронов, границы экзон–интрон определяются правилом GT–AG. Гомология последовательностей интронов составляет менее 25%. Сайты сплайсинга относятся к типу 1, за исключением интрона 3 в FREP3 и 7, которые относятся к типу 0 (Leonard et al., 2001; Zhang et al., 2001).

Фибриногеновый домен – наиболее консервативная часть молекул FREP. Гомология FBG доменов, относящихся к разным группам FREP, составляет не менее 72% (Dheilly et al., 2015). FBG домены высоко консервативны не только внутри классов FREP (Leonard et al., 2001; Zhang et al., 2001, 2008; Zhang, Loker, 2003), но и между классами (Hanington, Zhang, 2011). Средняя гомология по аминокислотной последовательности FBG доменов составляет ~65% при функциональном сходстве аминокислот ~84% (Zhang et al., 2008).

Для иммуноглобулиновых доменов FREP характерна крайняя вариабельность, которая была выявлена с помощью транскриптомного анализа (Dheilly et al., 2015). В настоящее время на основании изучения структуры IgSF домена выделено как минимум 14 подсемейств FREP моллюска *B. glabrata* (см. выше) (Loker et al., 2004; Gordy et al., 2015; Galinier et al., 2017). У отдельных особей этого вида выявляется от 36 до 45 различных вариантов мРНК FREP3 (Zhang et al., 2004), которые соответствуют 31 и 36 вариантам аминокислотных последовательностей. Репертуар FREP также меняется по мере роста моллюска и после заражения трематодами разных видов (Hanington et al., 2010a, 2010b, 2012; Gordy et al., 2015).

Существует два основных варианта организации генов FREP. Одна группа содержит один IgSF домен, другая – два IgSF домена (рис. 1А). Гены FREP с одиночным IgSF доменом (FREP2, 4 и 14) содержат 4 экзона и 3 интрона. Все гены FREP с двумя IgSF доменами (FREP3, 7, 12 и 13) (обозначаемыми как IgSF1 и IgSF2) имеют одинаковую организацию интронов и содержат 6 экзонов и 5 интронов (Zhang et al., 2001). Между tandemно расположенными IgSF доменами находится небольшой линкерный участок. Экзоны, кодирующие IgSF2, обычно прерываются интронами. Таким образом, домен IgSF2 может быть закодирован двумя или тремя экзонами (Adema et al., 2017). IgSF1 домены и FBG домены закодированы одним экзоном. Домены IgSF всех FREP, описанных на сегодняшний день, демонстрируют наибольшее сходство первичной структуры с вариабельными доменами иммуноглобулинов (Gordy et al., 2015). При этом домен IgSF2 значительно более вариабелен, чем домен IgSF1 (Lu et al., 2020).

Каждый домен IgSF в известных FREP содержит разное количество идентичных и переменных аминокислот (FREP2: 24 идентичных, 29 переменных; FREP3: 31 и 38 для обоих доменов IgSF; FREP4: 25, 20). Все они обладают четырьмя каноническими цистеинами, которые образуют межцепочечную петлю посредством дисульфидных связей (Leonard et al., 2001; Zhang et al., 2001, 2008; Zhang, Loker, 2003). Интересно, что домен IgSF2 тандемных IgSF по предсказанной аминокислотной последовательности и интрон-экзонной структуре FREP ближе к одиночному IgSF домену (идентичность 31–46%), чем к IgSF1 в той же молекуле (Zhang et al., 2001; Dheilly et al., 2015). Так, у FREP3 в доменах IgSF1 и IgSF2 совпадает только 11% аминокислотной последовательности, а у FREP7 – 12% (Zhang et al., 2001, 2008).

Промежуточная область, которая соединяет IgSF домены с FBG доменом, всегда кодируется на двух последних экзонах. Интроны FREP2 и 4 хорошо изучены и состоят из большого числа прямых повторов, которые различаются по длине (Gordy et al., 2015; Portet et al., 2017). Области ICR демонстрируют низкую гомологию между собой (в среднем ~10%) и значительно различаются по длине (от 14 до 320 аминокислот) (Dheilly et al., 2015; Lu et al., 2020). При этом они обогащены такими аминокислотами, как изолейцин (I), лейцин (L), лизин (K), аспарагин (N) и глутаминовая кислота (E) (Gordy et al., 2015). Для их структуры характерно формирование спиральных шпилек (coiled-coils), которые могут участвовать в мультимеризации FREP (Gorbushin, 2019).

Недавно на основе геномной последовательности *B. glabrata* был выявлен новый тип FREP, содержащий на N-конце PAN/Apple-подобный домен (Adema et al., 2017).

Вопрос о количестве геномных локусов, кодирующих FREP у биомфаларии, остается открытым. Первоначально транскриптомный анализ показал наличие 14 вариантов мРНК FREP в транскриптоме *B. glabrata* (Leonard et al., 2001; Hanington et al., 2010a). Путем ПЦР со специфическими праймерами к FBG домену было установлено, что у одной особи *B. glabrata* М-линии может присутствовать до 42 уникальные последовательности, кодирующие FREP (Zhang, Loker, 2004; Hanington, Zhang, 2011). Анализ транскриптомов биомфаларий нескольких линий выявил 69 транскриптов, потенциально кодирующих FREP. Сопоставление со сборкой генома позволило отнести их к 24 геномным локусам. (Galinier et al., 2017). Первый поиск FREP в геноме *B. glabrata* линии BB02 выявил 20 генов с двумя тандемными доменами IgSF и 4 гена с одним IgSF доменом, а также FREP, содержащий PAN/Apple домен (Adema et al., 2017). Согласно данным последнего анализа с использованием усовершенствованного алгоритма поиска (Hidden Markov Models (HMM)) в геноме *B. glabrata* присутствует 39 генов FREP (Lu et al., 2020).

Важный аспект, определяющий формирование специфичного репертуара FREP, – существование вариантов аллелей генов, кодирующих FREP, и различия по этим аллелям между популяциями (линиями моллюсков), характеризующимися разной степенью восприимчивости к трематодной инвазии. Различия по аллелям между моллюсками *B. glabrata* двух линий (чувствительной и резистентной к трематодам *Schistosoma mansoni*), были обнаружены для FREP2, FREP3.1 и FREP3.2. В частности, одиночные нуклеотидные полиморфизмы, приводящие к замене аминокислот, присутствуют в последовательностях, кодирующих FBG домен FREP2, IgSF1 и IgSF 2 домены, IgSF1, IgSF2 и FBG домены в FREP3.2 (Lu et al., 2020). Различия в наборе аллелей между линиями *Biomphalaria glabrata* могут являться одним из основных факторов, определяющих разную восприимчивость моллюсков к заражению трематодами (Pila et al., 2017; Allan et al., 2019; Li et al., 2020).

Механизмы формирования разнообразия FREP

Фенотипическое разнообразие FREP намного превосходит количество заложенных в геноме вариантов. Сопоставление геномных и транскриптомных данных выявило возможность существования у одной особи различных вариантов FREP в разных клетках и на разных этапах онтогенеза (Hanington et al., 2012; Adema, 2015). Этот феномен стал основной для проведения аналогий между FREP и антигенраспознающими молекулами адаптивного иммунитета беспозвоночных. Механизмы формирования разнообразия FREP – один из ключевых вопросов иммунологии моллюсков и молекулярной сравнительной иммунологии.

Возможность соматической диверсификации была показана для FREP2, FREP3, FREP4 и FREP12 *B. glabrata* (Zhang et al., 2004; Mone et al., 2010; Hanington et al., 2010b; Dheilly et al., 2015). В частности, FREP3 по разным оценкам кодируется в пяти локусах (Zhang et al., 2004; Hanington et al., 2010a), однако от одной особи может быть получено до 34 уникальных домена IgSF1 (Zhang et al., 2004) и 77 вариантов с учетом всех доменов (Hanington et al., 2010a). События диверсификации были продемонстрированы не только в вариабельных доменах IgSF, но и в более консервативных доменах FBG (Zhang et al., 2004), а также промежуточных регионах (Zhang et al., 2001; Hanington et al., 2010b; Dheilly et al., 2015).

В качестве наиболее вероятного механизма формирования разнообразия FREP рассматривается альтернативный сплайсинг. Это подтверждается результатами многочисленных транскриптомных исследований, в которых у моллюсков обнаруживаются разные варианты транскриптов одного и того же FREP (Galinier et al., 2017). Само явление альтернативного сплайсинга для гастропод изучено слабо и показано только для нескольких генов, экспрессирующихся в клетках нервной системы гастропод (Price, Greenberg, 1994; Santama et al., 1996).

Наличие кластерной организации генов и соматических мутаций позволили предположить возможность гипермутагенеза FREP по механизму, аналогичному соматическому гипермутагенезу генов иммуноглобулинов позвоночных (Adema, 2015). У *B. glabrata* выявлены нуклеотидные последовательности, кодирующие цитидиновую дезаминазу (AID, activation-induced deaminase). Её экспрессия повышается у моллюсков, зараженных трематодами (Bouchut et al., 2006). AID избирательно дезаминирует цитозины в последовательностях, кодирующих вариабельные домены иммуноглобулинов, что приводит к точечным мутациям – преимущественно С-Т– переходам (Chen et al., 2007; Neuberger, 2008). Однако для генов FREP в основном показаны точечные мутации с переходами А-Г и Т-С (Mone et al., 2010).

Возможность соматического гипермутагенеза заложена и в механизме гемопоэза пульмонат (рис. 1Б). В основном FREP экспрессируются в гемоцитах моллюсков (Adema et al., 1997; Hanington et al., 2010a, 2010b). Предполагается, что случайные соматические мутации могут возникать во время пролиферации и клеточной дифференцировки в гемопоэтических структурах, что изменяет зародышевое состояние генов в некоторых гемоцитах. В результате часть гемоцитов содержат гены FREP не в зародышевой конфигурации, а включают уникальные мутации (Hanington et al., 2010a, 2010b). Так как в онтогенезе улитки происходит обновление пула гемоцитов, то и репертуар FREP, экспрессируемых в этих клетках, также меняется (рис. 1Б). Эта закономерность показана экспериментально: транскрипты пулов из 20–40 гемоцитов *B. glabrata* содержат различные наборы модифицированных последовательностей

FREP (Hanington et al., 2010a, 2010b). Стимуляция патогеном может усиливать гемопоэз у *B. glabrata*, в результате чего усиливается процесс мутагенеза и разнообразие FREP (Hanington et al., 2012; Adema, Loker, 2015).

Другой обсуждаемый механизм формирования разнообразного репертуара FREP – ретротранспозиция. Наличие обратных последовательностей показано для FREP12 (Zhang, Loker, 2003). Кроме того, у *B. glabrata* выявлены мобильные генетические элементы, подобные LINE1. Эти элементы фланкированы короткими повторами и содержат открытые рамки считывания (Raghavan et al., 2007). Источником разнообразия FREP на посттрансляционном уровне может быть формирование мультимеров (Zhang et al., 2001).

Соответственно, у моллюсков репертуар патогенраспознающих молекул не ограничивается только генотипически определенным ресурсом. Важно отметить, что ранее онтогенетическая изменчивость патогенраспознающих молекул считалась прерогативой только позвоночных животных (Medzhitov, Janeway, 1997).

Участие FREP в иммунных реакциях моллюсков

Впервые иммунологическая роль FREP была показана для моллюсков *B. glabrata* М-линии, у которых экспрессия генов FREP повышалась в три раза после заражения *Echinostoma paraensei* (Adema et al., 1997). В настоящее время установлено, что FREP – одна из самых обильно представленных фракций белков плазмы биомфаларий (Wu et al., 2017).

Было многократно подтверждено изменение экспрессии генов FREP при заражении моллюсков трематодами (Hertel et al., 2005; Mitta et al., 2005; Hanington et al., 2010a, 2010b). Имеются данные о специфичности экспрессии FREP при заражении трематодами разных видов. Так, у моллюсков *Planorbarius corneus* уровень экспрессии генов FREP различен у незараженных особей и особей, зараженных разными видами трематод. При заражении улиток партенитами *Notocotylus* sp. и *Plagiorchis* sp. экспрессия FREP понижается, а у особей, зараженных *Cotylurus* sp. и *Bilharziella polonica*, экспрессия FREP выше, чем у незараженных (Прохорова и др., 2010).

Показана зависимость между зараженностью моллюсков трематодами и уровнем экспрессии FREP разных подсемейств (Guillou et al., 2004; Hertel et al., 2005; Jiang et al., 2006). При заражении *Biomphalaria glabrata* мирацидиями *Echinostoma paraensei* значительно усиливается транскрипция FREP двух подсемейств (FREP2 и FREP4) и снижается выработка FREP8 (Mitta et al., 2005; Adema et al., 2010). Заражение трематодами *Schistosoma mansoni* усиливает экспрессию FREP2, FREP6, FREP11. Интересно, что у моллюсков линии BS-90 временной интервал повышенной экспрессии FREP2 больше, чем время, в течение которого происходят инкапсуляция и элиминация спорозист (Hertel et al., 2005; Dinguirard et al., 2018).

Кроме того, разные FREP обладают разной избирательной активностью в отношении патогенов различной природы: FREP2 плазмы зараженных моллюсков связывается преимущественно со спорозистами *Echinostoma paraensei*, а FREP3 – с бактериями и грибами (Zhang et al., 2008). Инъекция бактерий *Micrococcus luteus* приводит к усилению экспрессии FREP4 и FREP7. При этом *Escherichia coli* вызывает снижение экспрессии FREP7 (Adema et al., 2010).

Предполагается, что повышение транскрипции генов FREP при заражении трематодами может быть связано с усилением пролиферации гемоцитов, происходящей

в ответ на трематодную инвазию (Salamat, Sullivan, 2008). Транскриптомный анализ подтвердил экспрессию FREP3 и FREP12 гемоцитами и ее усиление в ответ на заражение трематодами (Hanington et al., 2012; Lockyer et al., 2012; Larson et al., 2014; Galinier et al., 2017; Li et al., 2020). Однако пока не ясно, могут ли отдельные клетки гемолимфы иметь уникальные наборы FREP, являющиеся результатом перестройки генов или транскриптов в ответ на иммунизацию (Gordy et al., 2015). Есть данные, что FREP3 экспрессируется не во всех гемоцитах *Biomphalaria glabrata*. При этом трематодная инвазия приводит к росту доли гемоцитов с транскриптами FREP3 (Hanington et al., 2010a).

Исследование изменений профилей экспрессии FREP в течение жизни моллюска лежит в основе решения вопроса об их возможной диверсификации в ходе онтогенеза. В ряде экспериментов показано, что моллюски *B. glabrata* разных возрастов различаются по интенсивности экспрессии и набору FREP. В частности, у биомфаларий М-линии разных размерных классов (0.2–2.3 см) FREP2, 3, 4, 12, 13, и 14 экспрессируются с разной интенсивностью. При этом средний уровень экспрессии генов FREP выше у улиток небольших размеров. FREP2 и FREP4 показали более интенсивную экспрессию в улитках наименьшего размера (FREP2 – до 16 раз, FREP4 – до 60 раз). FREP14 в наименьшей степени представлен у крупных улиток. Экспрессия FREP3 и FREP12 не отличается значимо у моллюсков разных размеров (Zhang et al., 2008).

Такие результаты дают основание для обсуждения возможных путей и причин изменения генетических кластеров, кодирующих FREP у гастропод в ходе онтогенеза (см. выше). Возможно, изменение репертуара секретируемых белков свидетельствует о преобладании различных механизмов защиты на разных этапах онтогенеза организма и своеобразном «созревании» его защитной системы. Вероятно, роль FREP не исчерпывается антитрематодным ответом. Они участвуют в иммунном ответе на другие группы патогенов (бактерии, грибы, вирусы). И возможно, FREP участвуют в таких физиологических процессах, как морфогенез, постэмбриональное развитие и поддержание тканевого гомеостаза.

Роль FREP в резистентности к трематодной инвазии

Вопрос о роли FREP в формировании фенотипа, устойчивого к трематодной инвазии, является одним из наиболее дискуссионных в исследовании биологии этих молекул. Существуют многочисленные доказательства того, что именно FREP могут определять совместимость в паразито-хозяинной системе «трематоды-моллюски».

Известно, что трематоды экспрессируют на своей поверхности многочисленные и разнообразные гликопротеины, набор которых меняется при превращении мирацидиев в спороцисты (Yoshino, Bayne, 1983; Yoshino et al., 1993; Mone et al., 2010). Разнообразие этих поверхностных (и секретируемых) молекул у *Schistosoma mansoni* отражено в их названии – «полиморфные муцины» (PoMucs, polymorphic mucins) (Mone et al., 2010). Считается, что именно полиморфные муцины во многом определяют совместимость или несовместимость трематоды с хозяином. Только паразит, имеющий муцины, совместимые с иммунной системой хозяина, может успешно развиваться и размножаться в моллюске (Mitta et al., 2012). При этом под совместимостью подразумевается неспособность гемоцитов моллюска распознать муцины, что и определяет отсутствие защитной реакции (рис. 2). Изменение репертуара муцинов, их мимикрия под собственные антигены моллюска, а также способность блокировать

защитные факторы иммунной системы – необходимые условия успешной инвазии. Со стороны моллюска такими молекулами, обеспечивающими взаимодействие с разнообразными антигенами паразита, являются FREP. В комплексе с другими гуморальными факторами иммунной системы (см. ниже) последние участвуют в формировании фенотипа, резистентного или чувствительного к трематодной инвазии.

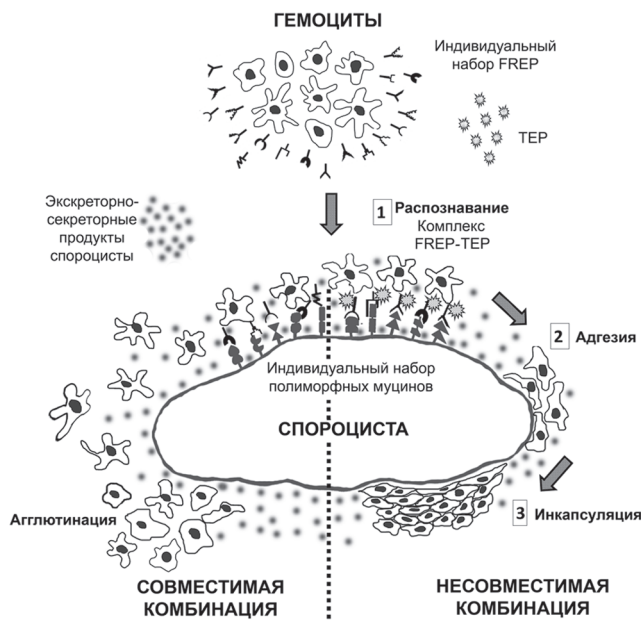


Рисунок 2. Участие фибриногенподобных белков в иммунных реакциях гастропод на трематодную инвазию, основанное на взаимодействии комплексов молекул моллюска с совместимыми полиморфными муцинами паразита.

FREP – фибриногенподобные белки, TEP – тиоэфирсодержащие белки.

Совместимая комбинация паразита и хозяина формируется в том случае, когда FREP моллюска не способны взаимодействовать с полиморфными муцинами паразита. В таком случае гемоциты, привлеченные экскреторно-секреторными продуктами спороцист, скапливаются в месте инвазии (агглютинация), но не происходит их адгезии на поверхности спороцисты. В несовместимой комбинации FREP моллюска подходят к полиморфным муцинам паразита как ключ к замку. Комплекс FREP–TEP облегчает адгезию гемоцитов на поверхности спороцисты, что приводит к ее инкапсуляции.

Figure 2. The participation of fibrinogen-like proteins in the immune reactions of gastropods to trematode invasion, based on the interaction of the immune complexes of the mollusc with compatible polymorphic mucins of the parasite.

FREP – fibrinogen-like proteins, TEP – thioester-containing proteins.

A compatible combination of the parasite and the host is formed when FREPs of the mollusc are not able to interact with the polymorphic mucins of the parasite. In this case, hemocytes attracted by the excretory-secretory products of sporocysts accumulate at the site of invasion (agglutination). But their adhesion does not occur on the surface of the sporocyst. In an incompatible combination of FREPs, the molluscs approach the polymorphic mucins of the parasite as the key to the lock. The FREP–TEP complex facilitates the adhesion of hemocytes on the surface of the sporocyst, which leads to its encapsulation.

У моллюсков *Biomphalaria glabrata* линий, различающихся по устойчивости к трематодной инвазии, выявлены как конститутивные различия в экспрессии FREP, так и различная интенсивность ответа при заражении трематодами (Hertel et al., 2005; Mitta et al., 2005). В частности, у моллюсков резистентной линии BS-90 заражение *Schistosoma mansoni* приводит к повышению уровня экспрессии FREP2 и FREP4 через день п.з. в 57 раз и в 4.5 раза соответственно. А заражение *Echinostoma paraensei* вызывает рост экспрессии FREP2 в 50 раз через день п.з. и FREP4 в 11 раз через 4 дня п.з. У моллюсков чувствительной линии М заражение обоими видами трематод вызывает гораздо менее выраженный ответ. Линия М демонстрирует рост экспрессии FREP2 на 4-й день п.з. трематодами *E. paraensei* только в 5 раз, а инвазия *Schistosoma mansoni* вообще не приводит к повышению экспрессии FREP2 и FREP 4. В то же время, для FREP7 было выявлено более специфическое повышение уровня экспрессии: у моллюсков линии М, зараженных *Schistosoma mansoni* (до 12 раз), и улиток линии BS-90, зараженных *Echinostoma paraensei* (увеличение в 6 раз) (Hertel et al., 2005).

В опытах с нокдауном генов FREP показано повышение восприимчивости *Biomphalaria glabrata* резистентных линий к заражению трематодами *Echinostoma paraensei* и *Schistosoma mansoni*. За два дня до заражения моллюскам и в культуру эмбриональных клеток биомфаларии (Bge-cells) вводили двуцепочечную интерферирующую РНК. РНК была комплементарна участку, кодирующему сигнальный пептид и IgSF домен FREP2. Это приводило к снижению экспрессии гена FREP2 после заражения как шистосомой, так и эхиностомой на 20–30% по сравнению с контрольной группой (Jiang et al., 2006).

Сходные результаты были получены и для FREP3 (Hanington et al., 2010a). Улиткам линии М *Biomphalaria glabrata* (резистентны к *Echinostoma paraensei*) вводили коктейль из олигонуклеотидов, комплементарных консервативным участкам мРНК FREP3. Это приводило к нокдауну экспрессии FREP3 через 72 ч после инъекции и повышению чувствительности к инвазии *E. paraensei* на 28–33% (Hanington et al., 2010a). Аналогичный эксперимент с моллюсками BS-90 линии *Biomphalaria glabrata* (резистентной к *Schistosoma mansoni*) показал снижение резистентности к шистосомной инвазии на 21% по сравнению с контрольной группой (Hanington et al., 2012). Подавление резистентности в результате снижения экспрессии FREP3 может происходить и в результате предварительного заражения облученными мирадиями *Echinostoma paraensei*. В этом случае у моллюсков, зараженных эхиностомой линии BS-90, снижается способность подавлять последующую инвазию *Schistosoma mansoni* на 46%, а анализ экспрессии на микрочипах показывает значительное снижение числа транскриптов FREP3 (Hanington et al., 2012).

Транскриптомный анализ также подтвердил, что FREP3.1 и FREP3.2 являются факторами, определяющими устойчивость моллюсков к заражению трематодами. Заражение *S. mansoni* приводит к быстрому нарастанию уровня экспрессии этих белков только у резистентной линии моллюсков *Biomphalaria glabrata* (Lu et al., 2020). Исследование транскриптома *B. pfeifferi* – вида, очень чувствительного к инвазии *Schistosoma mansoni*, — показало, что уровень экспрессии FREP3 практически не изменяется при заражении моллюсков шистосомами (Buddenborg et al., 2017). Однако другие FREP реагируют на заражение: экспрессия FREP2 постепенно повышается во время инвазии, экспрессия FREP5, FREP7 и FREP14 увеличивается на ранних стадиях заражения и во время эмиссии церкарий, а синтез FREP12 при инвазии последовательно снижается.

Мишени FREP и взаимодействие с другими факторами иммунитета

В настоящее время остается невыясненной роль отдельных доменов FREP. Однако существует множество предположений относительно функциональной активности каждого из доменов на основе данных об участии этих (или гомологичных) доменов в иммунных реакциях других беспозвоночных и позвоночных животных.

Известно, что FBG домен у позвоночных участвует в реакциях коагуляции (Doolittle, 2016). Но его роль в этом процессе у беспозвоночных не подтверждена. Для беспозвоночных разных групп показано участие FBG домена в защитных реакциях – в распознавании бактериальных паттернов (Gokudan et al., 1999; Pieters, Wolberg, 2019), аллогенном распознавании (Yamada et al., 2009), регуляции иммунного ответа (Li, Graham, 2007), морфогенезе нервной системы и органов чувств (Yamada et al., 2009). Принято считать, что FBG домен моллюсков не участвует в реакциях коагуляции гемолимфы, а основная его функция – облегчение кальций-зависимого связывания лектинов с углеводами (Adema et al., 1999). FBG домены гастропод способны распознавать сложные углеводы, участвуют в реакциях агглютинации и анти-бактериальном ответе (Kurachi et al., 1998; Middha, Wang, 2008; Zhang et al., 2009). Одним из лектинов, имеющих сайт связывания с ионами кальция, является селектин, вовлеченный в процессы адгезии у моллюсков *Biomphalaria glabrata* (Guillou et al., 2004).

Предполагаемые функции IgSF домена еще более разнообразны. У животных белки, содержащие IgSF домен, участвуют в тканевых межклеточных взаимодействиях, являются рецепторами клеток нервной и мышечной тканей, а также выполняют многочисленные функции в иммунной системе (Schroeder, Cavacini, 2010; Buchmann, 2014). IgSF домены беспозвоночных способны взаимодействовать с различными молекулярными паттернами, связанными с патогенами (Sun et al., 1990; Adema et al., 1997; Zhang et al., 2001).

PAN/Apple-подобные домены участвуют в белок-белковых или белок-углеводных взаимодействиях, выполняя разнообразные функции у представителей как позвоночных, так и беспозвоночных животных. Среди моллюсков PAN/Apple-подобные домены обнаружены также у гастропод *Lottia gigantea* (Gorbushin et al., 2010) и бивальвий *Crassostrea gigas* (Huang et al., 2015). Интересно, что FREP1 с PAN/Apple доменом при заражении *Schistosoma mansoni* слабо экспрессируется у биомфалирий как резистентной, так и чувствительной линии. Возможно, его функциональная активность не связана с антитрематодным иммунным ответом (Lu et al., 2020).

Некоторые FREP биомфалирий образуют мультимеры. В частности, FREP4 обычно секретируется в плазму в виде тетрамеров, а FREP3 формирует мультимерные комплексы в ходе иммунного ответа (Zhang et al., 2008; Gordy et al., 2015). Предполагается, что мультимеризация влияет на функции во время иммунного ответа. Она может увеличить avidность (прочность) связывания и повысить аффинность (специфичность) распознавания патогенов (Li et al., 2020).

Таким образом, каждый из доменов FREP может являться как патогенраспознающим, так и участвующим в нейтрализации патогена компонентом молекулы. Поэтому в настоящее время FREP рассматриваются и в качестве наиболее значимых патогенраспознающих молекул гастропод и в качестве функциональных молекул иммунного ответа, обеспечивающих элиминацию патогена. Для того, чтобы выяснить функциональную роль FREP, необходимо определить их лигандную специфичность, выявить молекулы-мишени, с которыми FREP взаимодействуют.

С использованием специфических антител показана способность FREP *Biomphalaria glabrata* связываться с лигандами на поверхности бактерий, грибов и тегумента трематод *Schistosoma mansoni* и *Echinostoma paraensei* (Zhang et al., 2008; Mone et al., 2010). Впервые способность взаимодействовать с полиморфными муцинами шистосомы была показана для FREP2 *Biomphalaria glabrata* (Mone et al., 2010). Доказательства распознавания полиморфных муцинов гемоцитами с участием FREP были получены в экспериментах с использованием микросфер, покрытых гликопротеинами трематод (Peterson et al., 2009). Такие микросферы фагоцитируются гемоцитами *B. glabrata* быстрее и эффективнее, чем непокрытые микросферы.

С помощью вестерн-блоттинга было установлено, что FREP3 способен связываться моносахаридными мишенями, а наиболее сильно – с альфа-D-галактозой после инкубации микросфер с бесклеточной плазмой *B. glabrata*. При этом микросферы, покрытые дополнительно BgFREP3, фагоцитировались гемоцитами более эффективно, чем любой из протестированных моносахаридов (Hanington et al., 2010b). Это означает, что именно FREP является посредником во взаимодействии гемоцитов с гликопротеинами трематод.

Другими белками моллюсков, выявленными в экспериментах по иммунопреципитации, были тиоэфирсодержащий протеин (thioester-containing protein, TEP) и биомфализин. Был предложен возможный механизм, объясняющий распознавание полиморфных муцинов с участием комплекса FREP-TEP, а также биомфализина (Galinier et al., 2013; Tereau et al., 2017; Portet et al., 2018; Pinaud et al., 2021).

Впервые TEP был описан как белок, содержащий характерный тиоэфирный домен (TED). Этот домен отличается наличием β -цистеинил- γ -глутамильной связи. Данная связь обладает высокой реакционной способностью и позволяет TEP образовывать ковалентные связи с молекулами-мишенями (Bender et al., 1992). Связывание TEP с поверхностями микроорганизмов и паразитов указывает на его иммунные функции (Mone et al., 2010; Portet et al., 2018; Castillo et al., 2020). Иммуноцитохимическое исследование показало наличие TEP в гемоцитарной капсуле, формируемой вокруг паразита через день п.з. *Schistosoma mansoni*, а также в гемоцитах в непосредственной близости от инкапсуляций (Castillo et al., 2020). Анализ сборки генома *Biomphalaria glabrata* и связанных с ним баз данных RNAseq позволил выявить 12 TEP-подобных последовательностей, для которых были предсказаны возможные сайты связывания с NF- κ B (Castillo et al., 2020).

Установлено, что FREP3 и комплекс FREP-TEP могут взаимодействовать с поверхностью тегумента спороцист *Schistosoma mansoni* в то время, как сами по себе TEP1 и FREP2 не обладают такой способностью. Соответственно, механизмы, с помощью которых FREP3 и FREP2 распознают спороцисты *S. mansoni*, различны – FREP3 не требует TEP для связывания с мишенями на поверхности спороцисты *S. mansoni*, при том, что FREP2 без TEP1 связаться не может (Li et al., 2020). При этом TEP способен связываться с FREP3 в отсутствие молекул *S. mansoni*. С поверхностью тегумента спороцисты связывается уже готовый комплекс FREP-TEP.

Другой фактор, взаимодействующий с FREP, – биомфализин. Биомфализин – аэролизинподобный белок плазмы, токсин, формирующий поры. Предположительно биомфализин достался моллюскам от бактерий в результате горизонтального переноса генов (Galinier et al., 2013). Белок включает два домена – домен, который подобен формирующему β -поры токсину (β -pore-forming toxins) и который способенстраи-

ваться и перфорировать клеточные мембраны, а также малый домен, вовлеченный в распознавание углеводных RAMP. Биомфализины способны связываться с поверхностью спороцист *S. mansoni*, *Echinostoma caproni*, с бактериями и дрожжами (Tetreau et al., 2017).

Известно, что биомфализин напрямую связывается с поверхностью спороцист *Schistosoma mansoni* без помощи каких-либо других факторов (Galinier et al., 2013). Однако белки плазмы гемолимфы значительно усиливают его активность. Комплекс FREP3-TEP может активировать биомфализин, способствуя его олигомеризации (Li et al., 2020). В этом процессе также участвует FREP2 (Li et al., 2020). При этом у моллюсков и чувствительных и резистентных линий может образовываться комплекс FREP3-TEP-биомфализин, но только у резистентных особей этот комплекс привлекает дополнительно другие FREP – FREP2 и FREP3 (Li et al., 2020).

Распространенность FREP

Большая часть описанного в литературе многообразия FREP является результатом изучения одного вида моллюсков – *Biomphalaria glabrata*, у которой FREP были описаны впервые. Работы, посвященные изучению факторов защитных реакций иммунитета моллюсков других видов, и особенно моллюсков из природных популяций, единичны. Однако уже сейчас ясно, что наличие FREP – особенность не только *B. glabrata*.

У другой биомфалирии – *B. pfeifferi* – выявлено 249 последовательностей, подходящих под описание как FREP. Из них 12 – полноразмерные гомологи FREP *B. glabrata* (Buddenborg et al., 2017). Заражение *B. pfeifferi* мирацидиями *Schistosoma mansoni* значительно изменяет профиль экспрессии FREP: FREP2 постепенно возрастает, FREP7 и 14 значительно повышается на 3-й день п.з. При этом экспрессия FREP3, который сильно реагирует на шистосомное заражение у *Biomphalaria glabrata*, возрастает незначительно только в самом начале инвазии. И наоборот, FREP5 экспрессируется значительно сильнее, тогда как у *B. glabrata* наблюдается снижение его экспрессии (Buddenborg et al., 2017).

Работы, посвященные изучению FREP у других гастропод, не описывают такого многообразия FREP, как у биомфалирий. Возможно, это связано с малочисленностью таких исследований. Одним из видов, для которых убедительно доказано наличие FREP, является *Physella acuta*. В геноме этой улитки пока выявлено только четыре гена FREP, два из которых гомологичны FREP2 и FREP4 биомфалирии. При этом транскриптомный анализ не выявил признаков соматической диверсификации этих генов (Schultz et al., 2018; 2020). Заражение трематодами *Echinostoma paraensei* и бактериями не приводит к росту экспрессии FREP. Но некоторые другие лектины положительно реагируют на иммунизацию. Похожие результаты получены и для *Lymanaea stagnalis*, у которой выявлено только два FREP (Seppälä et al., 2021). Из протестированных факторов (грамположительные и грамотрицательные бактерии, дрожжи, анестезия, голодание, экстракты тканей зараженных моллюсков) только иммунизация *Micrococcus lysodeikticus* приводит к повышению экспрессии одного из FREP. У *Helisoma trivolvis* выявлен один белок, гомологичный FREP3 (Zhang et al., 2004). Недавно гены, кодирующие FREP, были выявлены у глубоководных гастропод, обитающих в термальных источниках, – *Gigantopelta aegis* (18 генов) и *Chrysomallon squamiferum* (14 генов). Максимальная экспрессия генов FREP у этих улиток показана в барьерных структурах – ктенидиях и мантии (Lan et al., 2021).

В геноме *Littorina littorea* выявлено пять генов, кодирующих FREP, один из которых включает два иммуноглобулиноопобных домена (Gorbushin, Borisova, 2015). Последовательности содержат сигнальные пептиды, однако не включают трансмембранные области. В гемоцитах литторины не обнаружено значительного полиморфизма FREP. Только для одного из них выявлено два варианта МПНК. У переднежаберного моллюска *Aplysia californica* выявлено два гена FREP. Однако их структура значительно отличается от генов FREP биомфаларии. Один из них не содержит интронов и предположительно является ретрогеном. Второй включает интроны, но с сайтами сплайсинга, отличными от таковых у биомфаларий (Gorbushin et al., 2010). Анализ экспрессии не выявил соматической диверсификации этих генов FREP. Более того, специфическая экспрессия одного из генов была выявлена только в сердце и жабрах.

Нельзя не упомянуть о том, что FREP также распространены среди моллюсков других таксонов. Так, наличие генов FREP и их тканеспецифичная экспрессия показаны для бивальвий *Mytilus galloprovincialis*, *M. edulis*, *Argopecten irradians*, *Xenostrobus securis* (Romero et al., 2011, 2019; Yang et al., 2014; Tanguy et al., 2018; Saco et al., 2020). У мидий *Mytilus galloprovincialis* выявлено индивидуальное разнообразие наборов FREP (Romero et al., 2011).

В геноме тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* было идентифицировано 193 гена FREP, характеризующихся большим количеством полиморфизмов и множественных перекрывающихся FBG доменов. Наиболее активная экспрессия FREP наблюдается в жабрах, пищеварительных железах и гемоцитах (Huang et al., 2015). У морского гребешка *Argopecten irradians* выявлено значительное усиление экспрессии FREP в ответ на введение липополисахаридов, β -глюкана, пептидогликана, бактерий и грибов, показана значительная агглютинационная активность в отношении бактерий *Vibrio anguillarum* и *Staphylococcus aureus* (Yang et al., 2014).

Таким образом, FREP распространены среди моллюсков. Но разнообразия FREP, описанного у *Biomphalaria glabrata*, не найдено ни у одного из изученных в этом отношении других видов моллюсков. Однако исследований по анализу генома, протеома или транскриптомов биомфаларии в сотни раз больше, чем для других видов гастропод.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Участие FREP в защитных реакциях брюхоногих моллюсков против патогенов различной природы, способность связываться с широким спектром PAMP, структурное разнообразие и формируемое в ходе онтогенеза фенотипическое разнообразие делают FREP идеальными PRR. В то же время способность формировать иммунные комплексы, опсонизировать и агглютинировать патогены указывает на эффекторные функции FREP в иммунном ответе гастропод. Такой набор функциональных активностей FREP не может не привести к аналогии с основополагающими молекулами адаптивного иммунитета позвоночных – иммуноглобулинами, которые, как и FREP, выполняют роль распознающих молекул и одновременно являются важными эффекторами и регуляторами иммунного ответа. Эти данные позволяют обсуждать аналогичность путей иммунной защиты, существующих параллельно у беспозвоночных и позвоночных животных, и аналогичность молекулярных механизмов, которые используются системами врожденного и адаптивного иммунитета.

Существует предположение, что разнообразие FREP у биомфаларий могло сформироваться в результате длительной коэволюции с трематодами *Schistosoma mansoni*

(Bayne, 2009; Adema, Loker, 2015). Стремление паразита обмануть иммунную систему хозяина путем повышенного полиморфизма и мимикрии приводило к тому, что и иммунная система моллюска вырабатывала механизмы более эффективного распознавания и уничтожения паразита. Одним из таких механизмов стали FREP. Такие молекулы с возможностью распознавания широкого репертуара PAMP могут быть эффективны и при встрече с другими патогенами. У других видов моллюсков, взаимодействующих с другими видами трематод или других патогенов, механизмы распознавания и элиминации патогенов могли совершенствоваться за счет других PRR и других компонентов иммунитета.

То, что FREP не являются исключительными или преобладающими PRR в системе врожденного иммунитета гастропод, свидетельствует о важности вариативности в системе врожденного иммунитета. Вариативность распознающих механизмов достигается за счет разнообразия PRR, и система врожденного иммунитета в ходе исторического развития адаптируется под условия, в которых существует моллюск. В результате у каждого вида – свой уникальный набор PRR. Такая «адаптивность» не требует сложных механизмов созревания рецепторов, присутствующих в системе адаптивного иммунитета, но требует большого разнообразия PRR, которое еще предстоит изучить.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20–54–15003 НЦНИ_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атаев Г.Л., Еремина Е.Е., Полевщиков А.В. 2005. Защитные реакции брюхоногих моллюсков. Гуморальные реакции. Паразитология 39 (1): 3–15. [Ataev G.L., Eremina E.E., Polevchchikov A.V. 2005. Defensive reactions of Gastropod molluscs. Humoral reactions. Parazitologiya 39 (1): 3–15. (in Russian)]
- Атаев Г.Л., Полевщиков А.В. 2004. Защитные реакции брюхоногих моллюсков. 1. Клеточные реакции. Паразитология 38 (4): 342–351. [Ataev G.L., Polevchchikov A.V. 2004. Protective reactions of Gastropod molluscs. 1. Cell reactions. Parazitologiya 38 (4): 342–351. (in Russian)]
- Атаев Г.Л., Прохорова Е.Е., Токмакова А.С. 2020. Защитные реакции легочных моллюсков при паразитарной инвазии. Паразитология 54 (5): 371–401. [Ataev G.L., Prokhorova E.E., Tokmakova A.S. 2020. Defense reactions of pulmonate molluscs during parasitic invasion. Parazitologiya 54 (5): 371–401. (in Russian)]. <https://doi.org/10.31857/S1234567806050028>
- Кокряков В.Н. 2006. Очерки о врожденном иммунитете. СПб., Наука, 261 с. [Kokryakov V.N. 2006. Essays on innate immunity. Saint Petersburg, Nauka, 261 p. (in Russian)]
- Прохорова Е.Е., Цымбаленко Н.В., Атаев Г.Л. 2010. Экспрессия генов защитных реакций у моллюсков *Planorbarius corneus* (Gastropoda, Pulmonata) при заражении трематодами. Паразитология 44 (4): 310–325. [Prokhorova E.E., Tsybalenko N.V., Ataev G.L. 2010. Expression of genes encoding defense factors in the snail *Planorbarius corneus* (Gastropoda, Pulmonata) infested with trematodes. Parazitologiya 44 (4): 310–325. (in Russian)]
- Adema C.M. 2015. Fibrinogen-Related Proteins (FREPs) in Mollusks. Results and Problems in Cell Differentiation 57: 111–129.
- Adema C.M., Hanington P.C., Lun C.-M., Rosenberg G.H., Aragon A.D., Stout B.A., Richard M.L., Gross P.S., Loker E.S. 2010. Differential transcriptomic responses of *Biomphalaria glabrata* (Gastropoda, Mollusca) to bacteria and metazoan parasites, *Schistosoma mansoni* and *Echinostoma paraensei* (Digenea, Platyhelminthes). Molecular Immunology 47 (4): 849–860. <https://doi.org/10.1016/j.molimm.2009.10.019>
- Adema C.M., Hertel L.A., Miller R.D., Loker E.S. 1997. A family of fibrinogen-related proteins that precipitates parasite-derived molecules is produced by an invertebrate after infection. PNAS 94 (16): 8691–8696. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.16.8691>

- Adema C.M., Hertel L.A., Loker E.S. 1999. Evidence from two planorbid snails of a complex and dedicated response to digenean (Echinostome) infection. *Parasitology* 119 (4): 395–404. <https://doi.org/10.1017/s0031182099004850>
- Adema C.M., Hillier L.W., Jones C.S., Loker E.S., Knight M., Minx P., et al. 2017. Whole genome analysis of a schistosomiasis-transmitting freshwater snail. *Nature Communications* 8 (15451): 1–11. <https://doi.org/10.1038/ncomms15451>
- Adema C.M., Loker E.S. 2015. Digenean-gastropod host associations inform on aspects of specific immunity in snails. *Developmental and Comparative Immunology* 48 (2): 275–283. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2014.06.014>
- Allan E., Yang L., Tennessen J.A., Blouin M.S. 2019. Allelic variation in a single genomic region alters the hemolymph proteome in the snail *Biomphalaria glabrata*. *Fish and Shellfish Immunology* 88: 301–307. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2019.02.065>
- Ataev G.L., Coustau C. 1999. Cellular response to *Echinostoma caproni* infection in *Biomphalaria glabrata* strains selected for susceptibility/resistance. *Developmental and Comparative Immunology* 23 (3): 187–198. [https://doi.org/10.1016/s0145-305x\(99\)00023-3](https://doi.org/10.1016/s0145-305x(99)00023-3)
- Bayne C.J. 2009. Successful parasitism of vector snail *Biomphalaria glabrata* by the human blood fluke (trematode) *Schistosoma mansoni*: A 2009 assessment. *Molecular & Biochemical Parasitology* 165 (1): 8–18. <https://doi.org/10.1016/j.molbiopara.2009.01.005>
- Bayne C.J., Loker E.S., Yui M.A. 1986. Interactions between the plasma-proteins of *Biomphalaria glabrata* (Gastropoda) and the sporocyst tegument of *Schistosoma mansoni* (Trematoda). *Parasitology* 92 (3): 653–664. <https://doi.org/10.1017/s0031182000065513>
- Bender R.C., Fryer S.E., Bayne C.J. 1992. Proteinase inhibitory activity in the plasma of a mollusc: evidence for the presence of a-macroglobulin in *Biomphalaria glabrata*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B* 102: 821–824. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(92\)90086-7](https://doi.org/10.1016/0305-0491(92)90086-7)
- Bouchut A., Roger E., Coustau C., Gourbal B., Mitta G. 2006. Compatibility in the *Biomphalaria glabrata*/*Echinostoma caproni* model: potential involvement of adhesion genes. *International Journal for Parasitology* 36 (2): 175–184. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2005.09.009>
- Buchmann K. 2014. Evolution of Innate Immunity: Clues from Invertebrates via Fish to Mammals. *Frontiers in Immunology* 5: 459. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2014.00459>. eCollection 2014
- Buddenborg S.K., Bu L., Zhang S-M., Schilkey F.D., Mkoji G.M., Loker E.S. 2017. Transcriptomic responses of *Biomphalaria pfeifferi* to *Schistosoma mansoni*: Investigation of a neglected African snail that supports more *S. mansoni* transmission than any other snail species. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 11 (10): e0005984. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0005984>
- Castillo M.G., Humphries J.E., Mourao M.M., Marquez J., Gonzalez A., Montelongo C.E. 2020. *Biomphalaria glabrata* immunity: Post-genome advances. *Developmental and Comparative Immunology* 104: 103557. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2019.103557>
- Chen J.M., Cooper D.N., Chuzhanova N., Férec C., Patrinos G. P. 2007. Gene conversion: Mechanisms, evolution and human disease. *Nature Reviews Genetics* 8: 762–775. <https://doi.org/10.1038/nrg2193>
- Cheng T.C. 1975. Functional morphology and biochemistry of molluscan phagocytes. *Annals of the New York Academy of Sciences* 266: 343–379. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1975.tb35116.x>
- Cheng T.C., Jourdan J. 1987. Transient cellular reaction in *Biomphalaria glabrata* (Mollusca) to heterotopic isografts. *Journal of Invertebrate Pathology* 49 (3): 273–278.
- Connors V.A. 2003. The schistosome – snail interaction: factors involved in host immunodefense activation and parasite killing in susceptible and resistant *Biomphalaria glabrata*. In: Combes C., Jourdan J. (eds). *Taxonomy, ecology and evolution of metazoan parasites*. Perpignan: Presses Univ. de Perpignan, 203–224.
- Couch L., Hertel L.A., Loker E.S. 1990. Humoral response of the snail *Biomphalaria glabrata* to trematode infection: observations on a circulating hemagglutinin. *Journal of Experimental Zoology* 255 (3): 340–349. <https://doi.org/10.1002/jez.1402550310>
- Dheilly N.M., Duval D., Mouahid G., Emans R., Allienne J.-F., Galinier R., et al. 2015. A family of variable immunoglobulin and lectin domain containing molecules in the snail *Biomphalaria glabrata*. *Developmental and Comparative Immunology* 48 (1): 234–243. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2014.10.009>
- Dinguiard N., Cavalcanti M.G.S., Wu X.J., Bickham-Wright U., Sabat G., Yoshino T.P. 2018. Proteomic analysis of *Biomphalaria glabrata* hemocytes during in vitro encapsulation of *Schistosoma mansoni* sporocysts. *Frontiers in Immunology* 9: 2773. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2018.02773>

- Doolittle R.F. 1992. A detailed consideration of a principal domain of vertebrate fibrinogen and its relatives. *Protein Science* 1 (12): 1563–1577. <https://doi.org/10.1002/pro.5560011204>
- Doolittle R.F. 2016. Some important milestones in the field of blood clotting. *Journal of Innate Immunity* 8 (1): 23–29. <https://doi.org/10.1159/000442470>
- Galinier R., Portela J., Mone Y., Allienne J.-F., Henri H., Delbecq S., et al. 2013. Biomphalysin, a new β pore-forming toxin involved in *Biomphalaria glabrata* immune defense against *Schistosoma mansoni*. *PLoS Pathogens* 9 (3): e1003216. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1003216>
- Galinier R., Roger E., Mone Y., Duval D., Portet A., Pinaud S., Chaparro C., Grunau C., Genthon C., Dubois E., Rognon A., Arancibia N., Dejean B., Theron A., Gourbal B., Mita G. 2017. A multistrain approach to studying the mechanisms underlying compatibility in the interaction between *Biomphalaria glabrata* and *Schistosoma mansoni*. *PLOS Neglected Tropical Diseases* 11 (3): e0005398. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0005398>
- Gokudan S., Muta T., Tsuda R., Koori K., Kawahara T., Seki N., Mizunoe Y., Wai S.N., Iwanaga S., Kawabata S. 1999. Horseshoe crab acetyl group-recognizing lectins involved in innate immunity are structurally related to fibrinogen. *PNAS* 96 (18): 10086–10091. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.18.10086>
- Gorbushin A.M. 2019. Derivatives of the lectin complement pathway in Lophotrochozoa. *Developmental and Comparative Immunology* 94: 35–58. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2019.01.010>
- Gorbushin A.M., Panchin Y.V., Iakovleva N.V. 2010. In search of the origin of FREPs: Characterization of *Aplysia californica* fibrinogen-related proteins. *Developmental and Comparative Immunology* 34: 465–473. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2009.12.007>
- Gorbushin A.M., Borisova E.A. 2015. Lectin-like molecules in transcriptome of *Littorina littorea* hemocytes. *Developmental and Comparative Immunology* 48: 210–220. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2014.10.007>
- Gordy M.A., Pila E.A., Hanington P.C. 2015. The role of fibrinogen-related proteins in the gastropod immune response. *Fish and Shellfish Immunology* 46 (1): 39–49. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2015.03.005>
- Guillou F., Mita G., Galinier R., Coustau C. 2007. Identification and expression of gene transcripts generated during an anti-parasitic response in *Biomphalaria glabrata*. *Developmental and Comparative Immunology* 31 (7): 657–671. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2006.10.001>
- Guillou F., Mita G., Dissous C., Pierce R., Coustau C. 2004. Use of individual polymorphism to validate potential functional markers: case of a candidate lectin (BgSel) differentially expressed in susceptible and resistant strains of *Biomphalaria glabrata*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 138: 175–181. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2004.03.010>
- Hanington P.C., Lun C.-M., Adema C.M., Loker E.S. 2010a. Time series analysis of the transcriptional responses of *Biomphalaria glabrata* throughout the course of intramolluscan development of *Schistosoma mansoni* and *Echinostoma paraensei*. *International Journal for Parasitology* 40 (7): 819–831. [10.1016/j.ijpara.2009.12.005](https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2009.12.005)
- Hanington P.C., Forsy M.A., Dragoo J.W., Zhang S.-M., Adema C.M., Loker E.S. 2010b. Role for a somatically diversified lectin in resistance of an invertebrate to parasite infection. *PNAS* 107 (49): 21087–21092. <https://doi.org/10.1073/pnas.1011242107>
- Hanington P.C., Forsy M.A., Loker E.S. 2012. Somatically diversified defense factor, FREP3, is a determinant of snail resistance to Schistosome infection. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 6 (3): e1591. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0001591>
- Hanington P.C., Zhang S.-M. 2011. The primary role of fibrinogen-related proteins in invertebrates is defense, not coagulation. *Journal of Innate Immunity* 3: 1727. <https://doi.org/10.1159/000321882>
- Hertel L.A., Adema C.M., Loker E.S. 2005. Differential expression of FREP genes in two strains of *Biomphalaria glabrata* following exposure to the digenetic trematodes *Schistosoma mansoni* and *Echinostoma paraensei*. *Developmental and Comparative Immunology* 29 (4): 295–303. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2004.08.003>
- Hertel L.A., Stricker S.A., Monroy F.P., Wilson W.D., Loker E.S. 1994. *Biomphalaria glabrata* hemolymph lectins: binding to bacteria, mammalian erythrocytes, and to sporocysts and rediae of *Echinostoma paraensei*. *Journal of Invertebrate Pathology* 64 (1): 52–61. <https://doi.org/10.1006/jipa.1994.1068>
- Huang B., Zhang L., Li L., Tang X., Zhang G. 2015. Highly diverse fibrinogen-related proteins in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Fish and Shellfish Immunology* 43: 485–490. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2015.01.021>
- Janeway C.A. Jr, Medzhitov R. 2002. Innate immune recognition. *Annual Review of Immunology* 20: 197–216. [10.1146/annurev.immunol.20.083001.084359](https://doi.org/10.1146/annurev.immunol.20.083001.084359)

- Jiang Y., Loker E.S., Zhang S.-M. 2006. In vivo and in vitro knockdown of FREP2 gene expression in the snail *Biomphalaria glabrata* using RNA interference. *Developmental and Comparative Immunology* 30 (10): 855–866. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2005.12.004>
- Jourdane J., Cheng T.C. 1987. The two-phase recognition process of allografts in Brazilian strain of *Biomphalaria glabrata*. *Journal of Invertebrate Parasitology* 49 (2): 145–158. [https://doi.org/10.1016/0022-2011\(87\)90155-8](https://doi.org/10.1016/0022-2011(87)90155-8)
- Kurachi S., Song Z., Takagaki M., Yang Q., Winter H. C., Kurachi K., et al. 1998. Sialic-acid-binding lectin from the slug *Limax flavus* e cloning, expression of the polypeptide, and tissue localization. *European Journal of Biochemistry* 254 (2): 217–222. <https://doi.org/10.1046/j.1432-1327.1998.2540217.x>
- Kurosawa Y., Hashimoto K. 1996. The immunoglobulin superfamily: where do invertebrate fit in? In: Cooper E. (ed.). *Advances in Comparative and Environmental physiology*, Berlin, Springer, 23: 151–184.
- Lan Y., Sun J., Chen C., Sun Y., Zhou Y., Yang Y., et al. 2021. Hologenome analysis reveals dual symbiosis in the deep-sea hydrothermal vent snail *Gigantopelta aegis*. *Nature Communications* 12 (1): 1165. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-21450-7>
- Larson M.K., Bender R.C., Bayne C.J. 2014. Resistance of *Biomphalaria glabrata* 13-16-R1 snails to *Schistosoma mansoni* PR1 is a function of haemocyte abundance and constitutive levels of specific transcripts in haemocytes. *International Journal for Parasitology* 44 (6): 343–353. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2013.11.004>
- Leonard P.M., Adema C.M., Zhang S.-M., Loker E.S. 2001. Structure of two FREP genes that combine IgSF and fibrinogen domains, with comments on diversity of the FREP gene family in the snail *Biomphalaria glabrata*. *Gene* 269: 155–165. [https://doi.org/10.1016/s0378-1119\(01\)00444-9](https://doi.org/10.1016/s0378-1119(01)00444-9)
- Lewis F.A., Pattarson C.N., Knight M., Richards C.S. 2001. The relationship between *Schistosoma mansoni* and *Biomphalaria glabrata*: genetic and molecular approaches. *Parasitology* 123: 169–179. <https://doi.org/10.1017/s0031182001007831>
- Li D., Graham L.D. 2007. Epiphragmin, the major protein of epiphragm mucus from the vineyard snail, *Cernuella virgata*, *Comparative Biochemistry and Physiology – Part B: Biochemistry & Molecular Biology* 148 (2): 192–200. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2007.05.009>
- Li H., Hambrook J.R., Pila E.A., Gharamah A.A., Fang J., Wu X., Hanington P. 2020. Coordination of humoral immune factors dictates compatibility between *Schistosoma mansoni* and *Biomphalaria glabrata*. *Elife* 9: e51708. <https://doi.org/10.7554/eLife.51708>
- Lie K.J., Heyneman D. 1976a. Studies on resistance in snails. 3. Tissue reaction to *Echinostoma lindoense* sporocysts in sensitized and resensitized *Biomphalaria glabrata*. *Journal of Parasitology* 62 (1): 51–58.
- Lie K.J., Heyneman D. 1976b. Studies on resistance in snails. 6. Escape of *Echinostoma lindoense* sporocysts from encapsulation in the snail heart and subsequent loss of the host's ability to resist by the same parasite. *Journal of Parasitology* 62 (2): 298–302.
- Lie K.J., Jeong K.H., Heyneman D. 1982. Further characterization of acquired resistance in *Biomphalaria glabrata*. *Journal of Parasitology* 68 (4): 529–531.
- Lie K.J., Jeong K.H., Heyneman D. 1983. Acquired resistance in snails. Induction of resistance to *Schistosoma mansoni* in *Biomphalaria glabrata*. *International Journal for Parasitology* 13 (3): 301–304.
- Lockyer A.E., Emery A.M., Kane R.A., Walker A.J., Mayer C.D., Mitta G., Coustau C., et al. 2012. Early differential gene expression in haemocytes from resistant and susceptible *Biomphalaria glabrata* strains in response to *Schistosoma mansoni*. *PLoS One* 7 (12): e51102. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051102>
- Lockyer A.E., Spinks J., Kane R.A., Hoffmann K.F., Fitzpatrick J.M., et al. 2008. *Biomphalaria glabrata* transcriptome: cDNA microarray profiling identifies resistant- and susceptible-specific gene expression in haemocytes from snail strains exposed to *Schistosoma mansoni*. *BMC Genomics* 9: 634. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-9-634>
- Loker E.S., Adema C.M., Zhang S.-M., Kepler T.B. 2004. Invertebrate immune systems – not homogeneous, not simple, not well understood. *Immunological Reviews* 198: 10–24. <https://doi.org/10.1111/j.0105-2896.2004.0117.x>
- Loker E.S., Couch L., Hertel L.A. 1994. Elevated agglutination titers in plasma of *Biomphalaria glabrata* exposed to *Echinostoma paraensei*: characterization and functional relevance of a trematode-induced response. *Parasitology* 108 (1): 17–26. <https://doi.org/10.1017/s0031182000078471>
- Loker E.S., Yui M.A., Bayne C.J. 1984. *Schistosoma mansoni*: agglutination of sporocysts, and formation of gels on miracidia transforming in plasma of *Biomphalaria glabrata*. *Experimental Parasitology* 58 (1): 56–62. [https://doi.org/10.1016/0014-4894\(84\)90020-1](https://doi.org/10.1016/0014-4894(84)90020-1)

- Lu L., Loker E.S., Adema C.M., Zhang S.-M., Bu L. 2020. Genomic and transcriptional analysis of genes containing fibrinogen and IgSF domains in the schistosome vector *Biomphalaria glabrata*, with emphasis on the differential responses of snails susceptible or resistant to *Schistosoma mansoni*. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 14 (10): e0008780. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0008780>
- Matricon-Gondran M., Letocart M. 1999. Internal defenses of the snail *Biomphalaria glabrata*. I. Characterization of hemocytes and fixed phagocytes. *Journal of Invertebrate Pathology* 74 (3): 224–234. <https://doi.org/10.1006/jipa.1999.4876>
- Medzhitov R., Janeway C.A. 1997. Innate Immunity: The virtues of a nonclonal system of recognition. *Cell* 91 (3): 295–298. [https://doi.org/10.1016/s0092-8674\(00\)80412-2](https://doi.org/10.1016/s0092-8674(00)80412-2)
- Middha S., Wang X. 2008. Evolution and potential function of fibrinogen-like domains across twelve *Drosophila* species. *BMC Genomics* 9: 260. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-9-260>
- Mitta G., Adema C.M., Gourbal B., Loker E.S., Theron A. 2012. Compatibility polymorphism in snail/schistosome interactions: From field to theory to molecular mechanisms. *Developmental and Comparative Immunology* 37 (1): 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2011.09.002>
- Mitta G., Galinier R., Tisseyre P., Allienne J.-F., Girerd-Chambaz Y., Guillou F., et al. 2005. Gene discovery and expression analysis of immune-relevant genes from *Biomphalaria glabrata* hemocytes. *Developmental and Comparative Immunology* 29 (5): 393–407. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2004.10.002>
- Mone Y., Gourbal B., Duval D., Du Pasquier L., Kieffer-Jaquinod S., Mitta G. 2010. A large repertoire of parasite epitopes matched by a large repertoire of host immune receptors in an invertebrate host/parasite model. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 4: e813. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0000813>
- Monroy F.P., Loker E.S. 1993. Production of heterogeneous carbohydrate-binding proteins by the host snail *Biomphalaria glabrata* following exposure to *Echinostoma paraensei* and *Schistosoma mansoni*. *Journal of Parasitology* 79 (3): 416–423.
- Neuberger M.S. 2008. Antibody diversification by somatic mutation: from Burnet onwards. *Immunology & Cell Biology* 86 (2): 124–132. <https://doi.org/10.1038/sj.icb.7100160>
- Newton W.L. 1953. The inheritance of susceptibility to infection with *Schistosoma mansoni* in *Australorbis glabratus*. *Experimental Parasitology* 2: 242–257. <https://doi.org/10.1590/s0074-02762010000200007>
- Peterson N.A., Hokke C.H., Deelder A.M., Yoshino T.P. 2009. Glycotope analysis in miracidia and primary sporocysts of *Schistosoma mansoni*: differential expression during the miracidium-to-sporocyst transformation. *International Journal for Parasitology* 39: 1331–1344. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2009.06.002>
- Pieters M., Wolberg A.S. 2019. Fibrinogen and fibrin: An illustrated review. *Research and Practice in Thrombosis and Haemostasis* 3 (2): 161–172. <https://doi.org/10.1002/rth2.12191>
- Pila E.A., Li H., Hambrook J.R., Wu X., Hanington P.C. 2017. Schistosomiasis from a snail's perspective: advances in snail immunity. *Trends of Parasitology* 33 (11): 845–857. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2017.07.006>
- Pinaud S., Tetreau G., Poteaux P., Galinier R., Chaparro C., et al. 2021. New insights into biomphalysin gene family diversification in the vector snail *Biomphalaria glabrata*. *Frontiers in Immunology* 12: 635131. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2021.635131>
- Portet A., Galinier R., Pinaud S., Portela J., Nowacki F., Gourbal B., Duval D. 2018. BgTEP: an antiprotease involved in innate immune sensing in *Biomphalaria glabrata*. *Frontiers in Immunology* 9: 1206. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2018.01206>
- Portet A., Pinaud S., Tetreau G., Galinier R., Cosseau C., Duval D., Grunau C., Mitta G., Gourbal B. 2017. Integrated multi-omic analyses in Biomphalaria-Schistosoma dialogue reveal the immunobiological significance of FREP-SmPoMuc interaction. *Developmental and Comparative Immunology* 75: 16–27. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2017.02.025>
- Price D.A., Greenberg M.I. 1994. Comparative aspects of FMRF-amide gene organization in mollusks. *Netherlands Journal of Zoology* 44: 421–431.
- Raghavan N., Tettelin H., Miller A., Hostetler J., Tallon L., Knight M. 2007. *Nimbus* (BglI): An active non-LTR retrotransposon of the *Schistosoma mansoni* snail host *Biomphalaria glabrata*. *International Journal for Parasitology* 37: 1307–1318. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2007.04.002>
- Richards C.S. 1970. Genetics of a molluscan vector of schistosomiasis. *Nature* 227: 806–810. <https://doi.org/10.1038/227806a0>
- Richards C.S., Shade P.C. 1987. The genetic variation of compatibility in *Biomphalaria glabrata* and *Schistosoma mansoni*. *Journal of Parasitology* 73: 1146–1151.

- Romero A., Aranguren R., Moreire R., Novoa B., Figueras A. 2019. Integrated transcriptomic and functional immunological approach for assessing the invasiveness of bivalve alien species. *Scientific Reports* 9: 19879. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56421-y>
- Romero A., Dios S., Poisa-Beiro L., Costa M.M., Posada D., Figueras A., Novoa B. 2011. Individual sequence variability and functional activities of fibrinogen-related proteins (FREPs) in the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*) suggest ancient and complex immune recognition models in invertebrates. *Developmental and Comparative Immunology* 35: 334–344. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2010.10.007>
- Saco A., Rey-Campos M., Novoa B., Figueras A. 2020. Transcriptomic response of mussel gills after a *Vibrio splendidus* infection demonstrates their role in the immune response. *Frontiers in Immunology* 11: 615580. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2020.615580>
- Salamat Z., Sullivan J.T. 2008. In vitro mitotic responses of the amebocyte-producing organ of *Biomphalaria glabrata* to extracts of *Schistosoma mansoni*. *Journal of Parasitology* 94 (5): 1170–1173. <https://doi.org/10.1645/GE-1554.1>
- Santama N., Li K.W., Geraerts W.P.M., Benjamin P.R., Burke J.F. 1996. Post-translational processing of the alternative neuropeptide precursor encoded by the FMRFamide gene in the pulmonate snail *Lymnaea stagnalis*. *European Journal of Neuroscience* 8: 968–977. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.1996.tb01584.x>
- Schroeder H.W., Cavacini L. 2010. Structure and function of immunoglobulins. *Journal of Allergy and Clinical Immunology* 125 (2 Suppl 2): S41–52. <https://doi.org/10.1016/j.jaci.2009.09.046>
- Schultz J.H., Bu L., Adema C.M. 2018. Comparative immunological study of the snail *Physella acuta* (Hydrophila, Pulmonata) reveals shared and unique aspects of gastropod immunobiology. *Molecular Immunology* 101: 108–119. <https://doi.org/10.1016/j.molimm.2018.05.029>
- Schultz J.H., Bu L., Kamel B., Adema C.M. 2020. RNA-seq: The early response of the snail *Physella acuta* to the digenetic trematode *Echinostoma paraensei*. *Journal of Parasitology* 106 (4): 490–505. <https://doi.org/10.1645/19-36>
- Seppälä O., Walser J.-C., Cereghetti T., Seppälä K., Salo T., Adema C.M. 2021. Transcriptome profiling of *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda) for ecoimmunological research. *BMC Genomics* 22 (1): 144. <https://doi.org/10.1186/s12864-021-07428-1>
- Sire C., Rognon A., Theron A. 1998. Failure of *Schistosoma mansoni* to reinfect *Biomphalaria glabrata* snails: acquired humoral resistance or intra-specific larval antagonism? *Parasitology* 117: 117–122. <https://doi.org/10.1017/s0031182098002923>
- Sullivan J.T. 1990. Long-term survival of heterotopic allografts of the amoebocyte-producing organ in *Biomphalaria glabrata* (Mollusca: Pulmonata). *Transactions of the American Microscopical Society* 109 (1): 52–60. <https://doi.org/10.2307/3226593>
- Sullivan J.T., Lares R.R., Galvan A.G. 1998. *Schistosoma mansoni* infection inhibits maturation of ovotestis allografts in *Biomphalaria glabrata* (Mollusca: Pulmonata). *Journal of Parasitology* 84 (1): 82–87. <https://doi.org/10.2307/3284534>
- Sullivan J.T., Richards C.S., Joe L.K., Heyneman D. 1982. *Ribeiroia marini*: irradiated miracidia and induction of acquired resistance in *Biomphalaria glabrata*. *Experimental Parasitology* 53: 17–25.
- Sun S.C., Lindstrom I., Boman H.G., Faye I., Schmidt O. 1990. Hemolin: an insect-immune protein belonging to the immunoglobulin superfamily. *Science* 250: 1729–1932. [https://doi.org/10.1016/0014-4894\(82\)90088-1](https://doi.org/10.1016/0014-4894(82)90088-1)
- Tanguy M., Gauthier-Clerc S., Pellerin J., Danger J.-M., Siah A. 2018. The immune response of *Mytilus edulis* hemocytes exposed to *Vibrio splendidus* LGP32 strain: A transcriptomic attempt at identifying molecular actors. *Fish and Shellfish Immunology* 74: 268–280. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2017.12.038>
- Tetreau G., Pinaud S., Portet A., Galinier R., Gourbal B., Duval D. 2017. Specific pathogen recognition by multiple innate immune sensors in an invertebrate. *Frontiers in Immunology* 8: 1249. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2017.01249>
- Vasta G. R., Ahmed H. 2009. *Animal lectins. A Functional View*. Boca Raton, London, New York, Crc Press, 596 pp.
- Wu X.-J., Dinguirard N., Sabat G., Lui H., Gonzalez L., Gehring M., et al. 2017. Proteomic analysis of *Biomphalaria glabrata* plasma proteins with binding affinity to those expressed by early developing larval *Schistosoma mansoni*. *PLoS Pathogens* 13 (5): e1006081. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1006081>
- Yamada S., Hotta K., Yamamoto T. S., Ueno N., Satoh N., Takahashi H. 2009. Interaction of notochord-derived fibrinogen-like protein with Notch regulates the patterning of the central nervous system of *Ciona intestinalis* embryos. *Developmental Biology* 328: 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2008.12.037>

- Yang C., Wang L., Zhang H., Wang L., Huang M., Sun Z., Sun Y., Song L. 2014. A new fibrinogen-related protein from *Argopecten irradians* (AiFREP-2) with broad recognition spectrum and bacteria agglutination activity. *Fish and Shellfish Immunology* 38: 221–229. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2014.03.025>
- Yoshino T.P., Bayne C.J. 1983. Mimicry of snail host antigens by miracidia and primary sporocysts of *Schistosoma mansoni*. *Parasite Immunology* 5 (3): 317–328. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3024.1983.tb00747.x>
- Yoshino T.P., Lodes M.J., Rege A.A., Chappell C.L. 1993. Proteinase activity in miracidia, transformation excretory-secretory products, and primary sporocysts of *Schistosoma mansoni*. *Journal of Parasitology* 79 (1): 23.
- Zahoor Z., Lokyer A.E., Davies A.J., Kirk R.S., Emery A.M., et al. 2014. Differences in the gene expression profiles of haemocytes from schistosome-susceptible and -resistant *Biomphalaria glabrata* exposed to *Schistosoma mansoni* excretory-secretory products. *PLoS One* 9 (3): e93215. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093215>
- Zhang S.-M., Adema C.M., Kepler T.B., Loker E.S. 2004. Diversification of Ig superfamily genes in an invertebrate. *Science* 305: 251–254. <https://doi.org/10.1126/science.1088069>
- Zhang S.-M., Leonard P.M., Adema C.M., Loker E.S. 2001. Parasite-responsive IgSF members in the snail *Biomphalaria glabrata*: characterization of novel genes with tandemly arranged IgSF domains and a fibrinogen domain. *Immunogenetics* 53: 684–694. <https://doi.org/10.1007/s00251-001-0386-8>
- Zhang S.-M., Loker E.S. 2003. The FREP gene family in the snail *Biomphalaria glabrata*: additional members, and evidence consistent with alternative splicing and FREP retrosequences. *Developmental and Comparative Immunology* 27: 175–187. [https://doi.org/10.1016/s0145-305x\(02\)00091-5](https://doi.org/10.1016/s0145-305x(02)00091-5)
- Zhang S.-M., Loker E.S. 2004. Representation of an immune responsive gene family encoding fibrinogen-related proteins in the freshwater mollusk *Biomphalaria glabrata*, an intermediate host for *Schistosoma mansoni*. *Gene* 341: 255–266. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2004.07.003>
- Zhang H., Wang L., Song L., Song X., Wang B., Mu C., et al. 2009. A fibrinogen-related protein from bay scallop *Argopecten irradians* involved in innate immunity as pattern recognition receptor. *Fish and Shellfish Immunology* 26 (1): 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2008.07.019>
- Zhang S.-M., Zeng Y., Loker E.S. 2008. Expression profiling and binding properties of fibrinogen-related proteins (FREPs), plasma proteins from the schistosome snail host *Biomphalaria glabrata*. *Innate Immunity* 14 (3): 175–189. <https://doi.org/10.1177/1753425908093800>

FIBRINOGEN-RELATED PROTEINS OF GASTROPODA MOLLUSCS

E. E. Prokhorova, G. L. Ataev

Keywords: fibrinogen-like proteins (FREP), gastropods, trematode invasion, resistance, pathogen-recognizing receptors, innate immunity

SUMMARY

Fibrinogen-related proteins (FREP) are calcium-dependent lectins with one fibrinogen domain and one or two immunoglobulin-like domains. FREP of gastropod molluscs have an ability to somatic diversification, which is unique among pathogen-recognizing molecules of invertebrates. The structure of the genomic regions encoding FREP implies the possibility of alternative splicing and somatic mutagenesis. Since the discovery of FREPs in *Biomphalaria glabrata*, these molecules have been described in many gastropods. At least 14 subfamilies of FREPs are currently known. FREPs of different subfamilies selectively participate in the immune response to various pathogens. In particular, their role in defense reactions to trematode invasion and in resistance to trematodes of particular species has been confirmed. The supposed functions of FREP are diverse, ranging from recognition of foreign matter to opsonization and neutralization of pathogens. Despite the abundance of FREPs studies, the Russian literature on this subject is scarce. The main purpose of this review is to analyze the available information on gastropod FREPs and to discuss their role among pathogen-recognizing receptors of molluscs.

УДК 593.1:576.8

ЭНДОБИОНТНЫЕ ИНFUЗОРИИ ИЗ РУБЦА КОСУЛИ СИБИРСКОЙ *CAPREOLUS PYGARGUS*

© 2021 г. О. А. Корнилова^а, Л. В. Чистякова^{б,*},
И. В. Серёдкин^с, И. П. Грабарник^д

^аРоссийский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена,
наб. р. Мойки, д. 48, Санкт-Петербург, 191186 Россия

^бЗоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^сТихоокеанский институт географии ДВО РАН,
ул. Радио, 7, Владивосток, 690041 Россия

^дФГАОУ ВО Первый Московский государственный медицинский университет
им. И.М. Сеченова Минздрава России (Сеченовский Университет),
ул. Трубецкая, д. 8, Москва, 119991 Россия

* e-mail: pelomixa@mail.ru

Поступила в редакцию 10.10.2021 г.

После доработки 20.10.2021 г.

Принята к публикации 23.10.2021 г.

Исследована фауна эндобионтных инфузорий рубца косули сибирской *Capreolus pygargus* из Тернейского района Приморского края России. У исследованных косуль обнаружен единственный вид инфузорий *Entodinium dubardi*, при этом эндобионты были выявлены менее чем у 40% хозяев в обследованной популяции. Мы предполагаем, что крайне низкое видовое разнообразие эндобионтных инфузорий и невысокая степень заражения хозяев эндобионтами связаны в первую очередь со снижением уровня стадности, а также особенностями пищевого рациона косуль.

Ключевые слова: эндобионтные инфузории, *Entodinium*, *Capreolus pygargus*

DOI: 10.31857/S0031184721060028

Эндобионтные инфузории были обнаружены в пищеварительном тракте различных позвоночных животных; их наибольшее разнообразие отмечается у парнокопытных (преимущественно жвачных) и непарнокопытных млекопитающих (Корнилова, 2004; Vd'acny, 2018). В настоящее время не вызывает сомнений, что представители различных систематических групп позвоночных (ранга отряда и выше) чётко различаются по видовому составу сообществ эндобионтов (Корнилова, 2004а; Vd'acny, 2018; Cedrola et al., 2020). При этом видовое разнообразие и количество инфузорий во многом определяются особенностями биологии хозяина. В то же время вопрос о том, насколько различные виды эндобионтов специфичны по отношению к определенному виду хозяина, остаётся открытым. Для его решения необходимым представляется

сравнительное изучение фауны эндобийонтных инфузорий у максимально широкого спектра хозяев, в первую очередь в естественных местообитаниях. Подобное исследование позволит определить уровень различий в видовом составе сообществ инфузорий у хозяев, различающихся по степени родства, и выявить виды эндобийонтов, более или менее специфичных по отношению к хозяевам. В связи с этим необходимо отметить, что к настоящему времени детально исследованы сообщества инфузорий-эндобийонтов пищеварительного тракта одомашненных видов жвачных и лошадиных, в то время как сведения об эндобийонтах диких млекопитающих в природных популяциях крайне скудны (Ito et al., 2014, 2020; Kittleman et al., 2015; Newbold et al., 2015; Cedrola et al., 2019).

В настоящей работе представлены результаты исследования фауны эндобийонтных инфузорий рубца косули сибирской *Capreolus pygargus* (Pallas, 1771), полученные данные обсуждаются в связи с проблемой идентификации видов рода *Entodinium*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проведено на материале инфузорий из рубца 13 особей (четыре самки и девять самцов) косули сибирской *Capreolus pygargus*, добытых на территории Тернейского района Приморского края (табл. 1). Пробы фиксировали в 4% формалине в соотношении 1:1. Содержимое рубца косуль № 4, 7, 8, 9 и 11 было предварительно заморожено и сохранялось так до фиксации от 4 дней (№ 11) до 13 месяцев (№ 4).

Светомикроскопические исследования и микрофотографирование проводили с использованием микроскопов МБИ-11, Альтами-Инверт-3 с фотонасадкой и Leica DM2500, оснащенного дифференциальным интерференционным контрастом и цифровой камерой Leica DFC495 (8.0MP).

При изучении морфологии клетки для выявления макронуклеуса использовали 0.1% раствор метилового зелёного в 1% растворе уксусной кислоты. Численность инфузорий в 1 мл содержимого рубца определяли методом «калиброванной капли» (Корнилова, 2004б). Для видового определения использовали работы Buisson (1923a, 1923b), Догеля (1929), Williams, Coleman (1992) и Dehority (1993).

Для проведения филогенетического анализа были использованы нуклеотидные последовательности гена 18S рРНК, полученные из базы данных GenBank для 23 различных видов энтодиниоморфид (рис. 2). Множественное выравнивание образцов производили алгоритмом ClustalW в интерфейсе программного обеспечения MEGA X. Для построения филогенетического дерева применяли метод максимального правдоподобия, а также модель эволюции General Time Reversible (GTR) с гамма-распределением (5 категорий, (+ G, $\alpha = 0.6369$) и оценкой инвариантных сайтов (+ I, 63.45% позиций) (Nei, Kumar, 2000). Достоверность полученного дерева определяли bootstrap-методом (1000 повторений); оптимальный выбор модели проводили по Байесовскому информационному критерию. Для анализа использовалась программа MEGA X (Kumar et al., 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Эндобийонтные инфузории были обнаружены в содержимом рубца пяти из тринадцати косуль: у двух самок и трёх самцов. По нашим наблюдениям, хранение содержимого рубца в замороженном состоянии до отбора проб не оказывало существенного влияния на сохранность инфузорий. Так, среди проб из замороженного материала инфузории были диагностированы в двух из пяти желудков косуль (40%), а среди проб из свежего материала инфузории были обнаружены в трех из восьми желудков (38%). Нами не было выявлено различий в пригодности клеток инфузорий,

фиксированных из замороженного или свежего материала, для микроскопирования и дальнейшего изучения. В пробах содержимого рубца всех пяти особей косуль-хозяев эндобийонтных инфузорий был обнаружен единственный вид инфузорий *Entodinium dubardi* Buisson, 1923 (Entodiniomorpha, Ophryoscolecidae) (рис. 1).

Таблица 1. Сводные данные по собранному материалу содержимого рубца косули сибирской *Capreolus pygargus*

Table 1. Data on the material of the rumen contents of the Siberian roe deer *Capreolus pygargus*

№ пробы	Дата взятия пробы	Место сбора / пол животного	Условия хранения материала до фиксации в формалине	Колич. инфузорий в 1 мл
1	08.01.2016	Приморский край, Тернейский район, р. Живописная / самка	Не более 3 ч, заморозки не было	0
2	08.01.2016	Приморский край, Тернейский район, р. Севастьяновка (бассейн р. Максимовка) / самец	Около 1 ч, заморозки не было	0
3	08.01.2016	Приморский край, Тернейский район, р. Севастьяновка (бассейн р. Максимовка) / самка	Около 1 ч, заморозки не было	0
4	19.05.2015 (фиксация – 22.06.2016)	Приморский край, Тернейский район, пос. Терней / самец	Был заморожен	0
5	22.10.2017	Приморский край, Тернейский район, пос. Пластун / самка	Несколько часов, заморозки не было	920 000
6	13.01.2018	Приморский край, Тернейский район, ключ Комсомольский (бассейн р. Амгу) / самец	Несколько часов, заморозки не было	0
7	20.12.2017 (фиксация – 12.01.2018)	Приморский край, Тернейский район, р. Западная Кема (бассейн р. Кема) / самец	Был заморожен	0
8	21.12.2017 (фиксация – 12.01.2018)	Приморский край, Тернейский район, р. Западная Кема (бассейн р. Кема) / самец	Был заморожен	0
9	20.11.2018 (фиксация – 25.12.2018)	Приморский край, Тернейский район, окрестности пос. Терней / самка	Был заморожен	610 000
10	06.07.2019	Приморский край, Тернейский район, окрестности пос. Терней, оз. Утиное / самец	11 ч при тёплой погоде	740 000
11	16.02.2020 (фиксация – 20.02.2020)	Приморский край, Тернейский район, ключ Петлёвочный (бассейн р. Серебрянка) / самец	Был заморожен	680
12	19.06.2020	Приморский край, Тернейский район, ключ Петлёвочный (бассейн р. Серебрянка) / самец	6 ч при тёплой погоде	320 000
13	28.12.2020	Приморский край, Тернейский район, р. Севастьяновка (бассейн р. Максимовка) / самец	Около 3 ч, заморозки не было	0

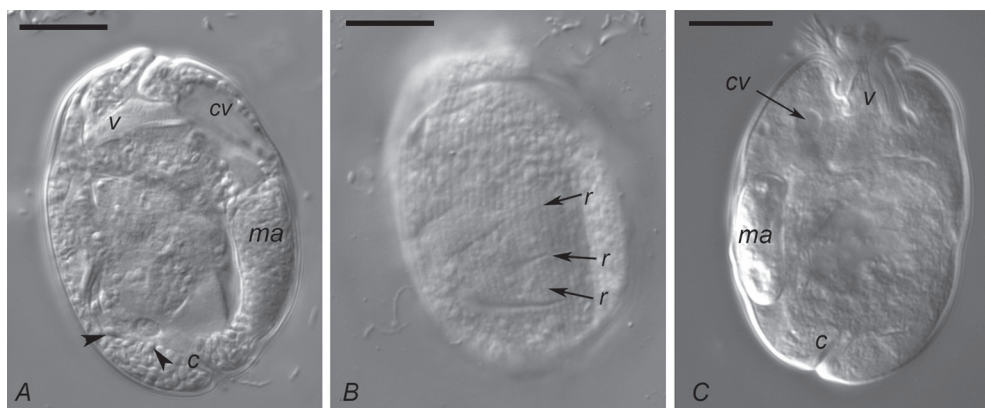


Рисунок 1. *Entodinium dubardi*. Световая микроскопия, DIC. *A*, *C* – детали строения клетки; *B* – гребни на поверхности клетки. *v* – вестибулум, *ma* – макронуклеус, *cv* – сократительная вакуоль, *c* – цитопрокт, *r* – гребни на поверхности клетки, стрелки – включения (пищевые частицы). Масштабная линейка 10 мкм.

Figure 1. *Entodinium dubardi*. Light microscopy, DIC. *A*, *C* – details of the cell morphology; *B* – ridges on the cell surface. *v* – vestibulum, *ma* – macronucleus, *cv* – contractile vacuole, *c* – cytoproct, *r* – ridges on the cell surface, arrowheads – inclusions (food particles). Scale bars 10 μ m.

Размеры инфузорий составляли в среднем 40.1 ± 4.8 (28.8–51.8) мкм в длину и 26.4 ± 2.4 (20.1–34.5) мкм в ширину, отношение длины к ширине 1.4–1.6 (табл. 2, рис. 1*A*, 1*C*). На их поверхности обычно были видны регулярно расположенные продольные гребни толщиной около 0.6 мкм, тянущиеся от переднего конца клетки к заднему параллельно друг другу, их число на одной стороне клетки составляло 38–40 (рис. 1*B*). В пробах встречались инфузории как с втянутыми, так и с расправленными околоротовыми ресничками. На заднем конце клетки был хорошо заметен цитопрокт, его форма и расположение характерны для *E. dubardi* – выводное отверстие открывается не на полюсе, а слегка смещено на дорсальную сторону клетки, сам же выводной канал косо направлен на вентральную сторону, в среднем его длина 6 мкм (рис. 1*A*, 1*C*). Эктоплазма на вентральной стороне клетки утолщена позади выводного канала цитопракта. Цитоплазма многих энтодиниумов содержала большое количество мелких включений, вероятно, пищевых частиц (рис. 1*A*). Колбасовидный макронуклеус, иногда расширенный на переднем конце или на обоих концах, располагался в средней части клетки (рис. 1*A*, 1*C*). Длина макронуклеуса составляла 35–50% длины тела инфузории, расстояние от переднего конца клетки до переднего края макронуклеуса составляло 15–45% длины тела.

Делящиеся клетки энтодиниумов встречались редко. Количество инфузорий в 1 мл содержимого рубца у косуль № 5, 9, 10 и 12 было сравнительно большим и составляло от 320 000 (№ 12) до 920 000 (№ 5), тогда как у косули № 11 в 1 мл рубца содержалось всего 680 инфузорий.

Таблица 2. Морфометрические показатели *Entodinium dubardi* из рубца косули сибирской *Capreolus pygargus* (Тернейский р-н Приморского края)

Table 2. Morphometric parameters of *Entodinium dubardi* from the rumen of Siberian roe deer *Capreolus pygargus* (Terneisky district of Primorsky Krai)

№ пробы	Длина, мкм			Ширина, мкм			Отношение длины к ширине
	Среднее	max	min	Среднее	max	min	
5	40.0 ± 0.48	51.8	31.6	27.6 ± 0.74	34.5	23.0	1.3–1.9
9	37.7 ± 0.47	46.0	28.8	26.6 ± 0.22	28.8	20.1	1.3–1.8
10	39.2 ± 0.94	48.9	31.6	25.2 ± 0.34	31.6	23.0	1.3–1.8
11	36.6 ± 0.65	40.3	28.8	24.8 ± 0.47	25.9	20.1	1.2–1.8
12	39.8 ± 1.72	48.9	34.5	25.5 ± 0.51	28.8	23.0	1.3–1.8
Общее	39.6 ± 0.58	51.8	28.8	26.2 ± 0.55	34.5	20.1	1.2–1.9

Примечание. Количество измеренных клеток для всех проб $n=25$.

Из всех трихостоматид род *Entodinium* наиболее богат видами – их описано более сотни (Williams, Coleman, 1992). В то же время видоспецифичных признаков крайне мало: длина и ширина тела, размер, форма и расположение макронуклеуса, расположение сократительной вакуоли (см., например, Dehority, 1993). Соматическая цилиатура у энтодиниумов отсутствует, а околоротовая цилиатура обычно полностью или частично втянута в вестибулум. Рисунки во многих публикациях, особенно ранних, малоинформативны. Часто при описании энтодиниумов авторы руководствовались формой и размерами каудальных отростков, однако в ряде экспериментов *in vivo* (Стрелков, Полянский, 1937; Poljansky, Strelkow, 1938) была доказана внутривидовая изменчивость этого признака у офриосколецид (в том числе у одного из наиболее распространённых видов – *Entodinium caudatum*) в зависимости от пищевого режима и присутствия хищных инфузорий. Было установлено, что у одной и той же популяции энтодиниумов каудальные отростки могут увеличиваться или уменьшаться вплоть до полного исчезновения при изменении условий внешней среды.

В истории изучения офриосколецид неоднократно предпринимались попытки ревизии рода *Entodinium* и выявления дополнительных дифференциальных признаков для отдельных видов (Kofoid, MacLennan, 1930; Lubinsky, 1957; Latteur, 1968, 1969; Ogimoto, Imai, 1981). Тем не менее проблемы с идентификацией видовой принадлежности энтодиниумов существуют до сих пор.

Вид *E. dubardi* был впервые обнаружен в рубце косули европейской *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758) и описан в 1923 г. (Buisson, 1923a, 1923b). В.А. Догель (Dogiel, 1925, 1927) обозначил эту инфузорию как *E. dubardi forma dubardi*, тем самым отделив её от вооружённых шипами форм. Любинский (Lubinsky, 1957) предложил для энтодиниумов три универсальные формы – "caudatum" (с дорсальным шипом и двумя вентральными лопастями), "loboso-spinosum" (с дорсальным шипом и одной вентральной лопастью) и "dubardi" (без каудальных отростков). При этом описанный Догелем *E. simplex* Dogiel, 1927 был признан синонимом *E. dubardi* Buisson, 1923.

Latteur (1968, 1969) провёл значительную ревизию рода *Entodinium*, предложив в качестве важного определительного признака взаимное расположение ядра и сократительной вакуоли. Очень многие виды были сведены в синонимику, в том числе *E. dubardi*, который вместе с *E. nanellum* Dogiel, 1923, *E. simplex* Dogiel, 1925, *E. elongatum* Dogiel, 1927 и рядом других видов был сведён к *E. furca* Cunha, 1914. Однако, согласно первоописанию Cunha (1914), *E. furca* значительно отличается от *E. dubardi*: если первый имеет два широких заострённых хвостовых отростка (что и дало название), для второго как раз характерно полное отсутствие каких бы то ни было шипов; таким образом, правомочность сведения вида *E. dubardi* в синоним *E. furca* вызывала сомнения. Кроме того, были высказаны предположения (Poljansky, Strelkow, 1938; Hungate, 1978), что расположение сократительной вакуоли в клетке энтодиниумов может варьировать внутри вида.

Несмотря на проведённые ревизии рода, многие исследователи рассматривали *E. dubardi* как самостоятельный вид. Так, Wertheim (1933) полагал, что *E. dubardi* чётко отличается от других похожих видов заметной скошенностью выводного канала цитопрокта и слегка уменьшенной задней частью эндоплазматического мешка, следовательно, вид валиден. Ogimoto и Imai (1981) также признавали *E. dubardi* самостоятельным видом и предлагали в качестве характерного признака использовать особую форму макронуклеуса – он немного более толстый на концах и более тонкий в средней части, тогда как у других близких видов макронуклеус в средней части более утолщенный, чем на концах. В известном определителе Dehority (1993) вид *E. dubardi* валиден и имеет следующие признаки: отсутствие хвостовых шиповидных выростов, средние показатели длины тела – 41 мкм, ширины – 30 мкм, отношения длины к ширине – 1.4, макронуклеус короче длины тела и лежит в средней части клетки, эктоплазма утолщена на заднем конце тела. Дифференциальные признаки, указанные Dehority, согласуются с диагнозом *E. dubardi*, приведенным в первоописании (Buisson, 1923a, 1923b), и были использованы нами при определении видовой принадлежности обнаруженных инфузорий.

Мы проанализировали немногочисленные имеющиеся в Генбанке последовательности гена 18S РНК видов рода *Entodinium*. Согласно результатам молекулярно-филогенетического анализа, энтодиниумы формируют единую чётко выраженную кладу на филогенетическом дереве (рис. 2). Филогенетические связи между отдельными видами в настоящее время уверенно определить не удаётся. Однако можно заключить, что вид *E. dubardi* заметно отличается от остальных энтодиниумов, включённых в анализ, и его валидность не вызывает сомнений. Таким образом, по нашему мнению, вид *E. dubardi* валиден и является единственным представителем эндобионтных инфузорий для исследованных нами косуль сибирских из Тернейского района Приморского края России.

В отношении эндобионтов из рубца косули европейской были опубликованы обобщающие данные по нескольким источникам (Imai et al., 1983; Williams, Coleman, 1992; Clauss et al., 2011). В этих работах сообщается о нахождении инфузорий, преимущественно из рода *Entodinium*, от одного до 7–8 видов, а также приводятся данные о том, что в рубцах более чем 50% обследованных косуль инфузории обнаружены не были.

При этом, согласно большинству исследований, у косули европейской находили только один вид инфузорий *E. dubardi* (Buisson, 1923a, 1923b; Sladeczek, 1946; Brüggemann et al., 2009). Лишь в одной работе по эндобрионтам рубца косули европейской указано нахождение, кроме энтодиниумов, ещё нескольких видов инфузорий, как изотрихид, так и офриосколецид, и при этом доля энтодиниумов составляла 91.9% (Enzinger, Hartfiel, 1998).

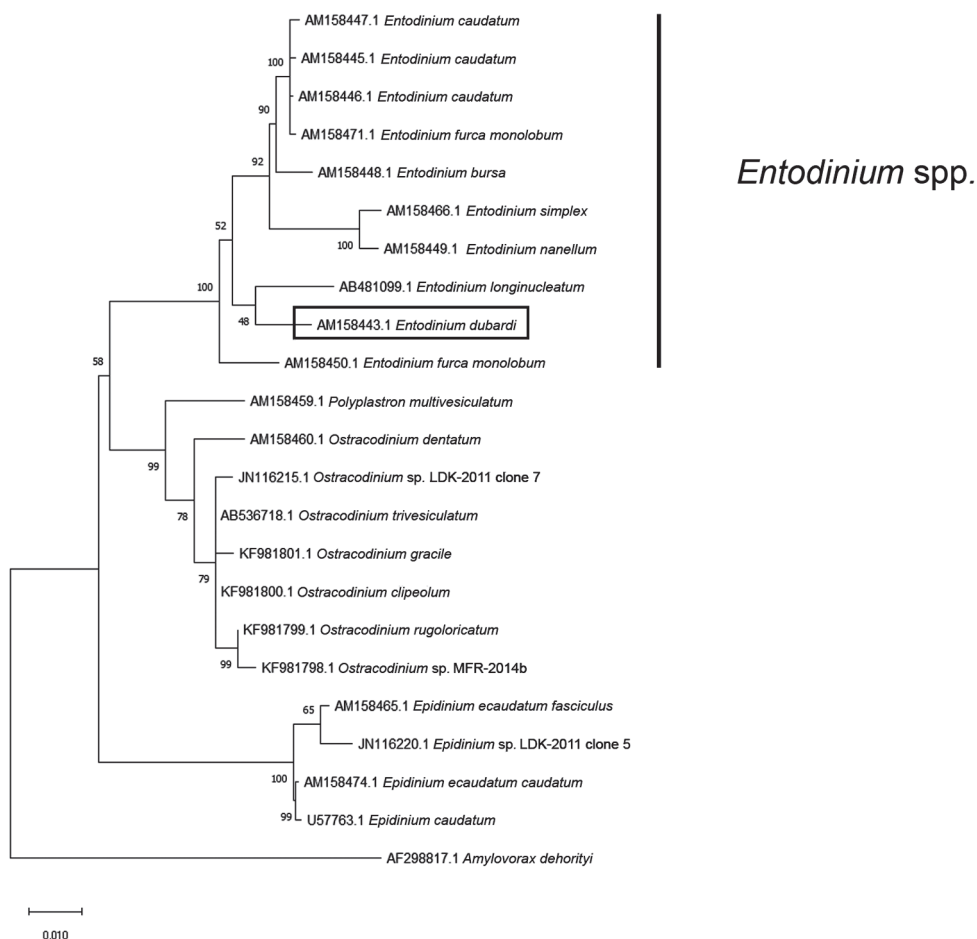


Рисунок 2. Виды рода *Entodinium* на филогенетическом древе офриосколецид.

Филогенетическое дерево построено по последовательностям гена 18S рРНК методом максимального правдоподобия, эволюционная модель GTR + G + I. Цифры рядом с узлами дерева отражают показатели bootstrap-теста (процент деревьев из 1000 повторений).

Масштаб соответствует 1 нуклеотидной замене на каждые 100 нуклеотидов.

Figure 2. Phylogenetic tree showing the position of *Entodinium* species among representatives of the family Ophryoscolecidae. Maximum likelihood phylogenetic tree inferred from 18S rRNA gene sequences by MEGA X, based on the General Time Reversible (GTR) model with gamma distribution and estimate of invariable sites. The numbers at the nodes are the bootstrap values (percent out of 1000 replicates). The tree is drawn to scale, the scale bar represents 1 change per 100 positions.

Фауна эндобийонтных инфузорий рубца косули сибирской была исследована ранее в Омской и Челябинской областях России, а также в Якутии (Корнилова и др., 2004; Аргунов, Степанова, 2015). В Омской области было исследовано 11 косуль, у всех были обнаружены инфузории, и всего было диагностировано 10 видов инфузорий – офриосколециды и изотрихидаы. Из них 6 – энтодиниумы, среди которых был и *E. dubardi*. В Челябинской области исследованы 10 косуль, также все с эндобийонтами, всего найдено 27 видов инфузорий, из них 16 – энтодиниумы, в том числе *E. dubardi*. В Якутии, как и в нашем исследовании, у косули были найдены только *E. dubardi* (Аргунов, Степанова, 2015).

В литературе до сих пор не существует единой точки зрения относительно видового состава рода *Entodinium*, и фаунистические списки эндобийонтных инфузорий, опубликованные разными авторами, различаются. Такие различия не всегда позволяют делать однозначные выводы о характере распределения отдельных видов энтодиниумов в различных популяциях хозяев. Однако мы можем заключить, что вид *E. dubardi* является основным эндобийонтом для большинства исследованных косуль европейских, а также для косуль сибирских в Якутии и в Приморском крае.

В нашем исследовании эндобийонтные инфузории были обнаружены менее чем у 40% особей косули сибирской, этот показатель близок к 50% встречаемости инфузорий у косули европейской, о чём было сказано выше. У подавляющего большинства обследованных жвачных инфузории обычно присутствуют, и для объяснения относительно бедного состава эндобийонтной фауны у косуль выдвигались различные гипотезы. Так, Clauss et al. (2011) основной причиной назвали видоспецифичную диету животных-хозяев, отметив, что преобладание энтодиниумов над другими видами инфузорий характерно для рубца копытных, в рационе которых преобладает веточный корм. Так, например, подобный рацион характерен для большинства оленевых, и у них нередко диагностируют низкое видовое разнообразие инфузорий или даже их отсутствие. Clauss et al. (2011) попытались выявить зависимость фаунистического разнообразия эндобийонтов рубца от массы тела хозяина, однако такая зависимость не была установлена.

Dehority и Orpin (1997) указывали, что энтодиниумы способны жить в более кислой среде, чем другие виды инфузорий, но в некоторых экспериментах связь фаунистического состава с кислотностью содержимого рубца не подтвердилась. В этой же публикации показано значительное снижение численности инфузорий при длительных промежутках времени (12 ч и более) между кормлениями животных-хозяев. Авторы связывают этот факт с изменением кислотности в рубце во время голодания животного. В исследованиях Trabalza et al. (2005) было показано, что содержимое рубца косули имеет среднее значение $\text{pH} = 5.7$. Такая относительно кислая среда может быть приемлемой для энтодиниумов, но непригодной для обитания других инфузорий.

Существует также гипотеза о том, что видовой состав инфузорий зависит от количественного и видового состава бактерий в рубце, сформировавшегося в связи с различными пищевыми предпочтениями разных видов эндобийонтов. Согласно данным Østbye et al. (2016), микробиота косули значительно отличается от таковой других исследованных оленевых (лось *Alces alces* (Linnaeus, 1758), благородный олень *Cervus*

elaphus Linnaeus, 1758) из той же среды обитания. Авторы предполагают, что причиной тому могут быть различия в физиологии рубца. По нашему мнению, состав микрофлоры может влиять на численность инфузорий, но не может способствовать видовому обогащению их фауны. Высказывалось также мнение о том, что поедание млекопитающими токсичных растений может вызывать угнетение фауны инфузорий-эндобионтов (Williams, Coleman, 1992). Однако этим нельзя объяснить тот факт, что у разных косуль из одного и того же местообитания инфузории в рубце могут присутствовать в большом количестве или же отсутствовать вовсе.

Согласно гипотезе Догеля (1946), поддержанной Imai (1998), характерный «набор» эндобионтных инфузорий у каждого вида жвачных сформировался в процессе эволюции. Инфузории передаются от одного хозяина к другому преимущественно в пределах узкой семейной группы жвачных. В связи с этим фаунистический набор эндобионтных инфузорий мог не пополняться новыми видами на протяжении всего периода времени после эволюционного разделения видов хозяев.

Мы предполагаем, что изначально у общих предков жвачных могла быть достаточно богатая фауна эндобионтных инфузорий, однако после отделения семейства оленевых, перехода их на преимущественно древесный корм, ряд видов инфузорий был утрачен. Далее в связи со снижением уровня стадности и, следовательно, уменьшением возможности обмена жвачкой между особями хозяев, список видов инфузорий ещё сильнее сократился, а в некоторых микропопуляциях косуль полностью исчез. Согласно данным мониторинга состояния популяции косули сибирской в Приморском крае, её численность резко сократилась в последние десятилетия, местами косуля полностью вытеснена другими видами копытных, в первую очередь пятнистым оленем *Cervus nippon* Temminck, 1838 (Пикунов и др., 2009). Этим может объясняться более низкое разнообразие и встречаемость эндобионтных инфузорий у косуль Приморского края в сравнении с косулями Омской и Челябинской областей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке темы государственного задания АААА-А19-119020690109–2 (Зоологический институт РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аргунов А.В., Степанова В.В. 2015. Зимнее питание сибирской косули (*Capreolus pygargus* Pall., 1771) в Центральной Якутии. Вестник КрасГАУ 4: 138–143. [Argunov A.V., Stepanova V.V. 2015. The winter diet of the Siberian roe deer (*Capreolus pygargus* Pall., 1771) in the Central Yakutia. Vestn. KrasGAU 4: 138–143. (In Russian)]
- Догель В.А. 1929. Простейшие - Protozoa. Малоресничные инфузории - Infusoria Oligotricha. Сем. Ophryoscolecidae. 2. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим музеем Академии Наук. Ленинград, Изд-во Акад. наук СССР, 97 с. [Dogiel V. 1929. Protozoa infusoria oligotricha fam. Ophryoscolecidae. 2. Academie des sciences de l'union des républiques soviétiques socialistes tableaux analytiques de la faune de l'urss, publiés par le musée zoologique de l'académie des sciences. Leningrad, 97 pp. (In Russian)]
- Догель В.А. 1946. Филогения инфузорий желудка жвачных в свете палеонтологических и эколого-паразитологических данных. Зоологический журнал 25 (5): 1162–1188. [Dogiel V.A. 1946. Philogenia infusoriy gheludka ghvachnykh v svete paleontologicheskikh I ekologoparasitologicheskikh dannych. Zoological Journal 25 (5): 1162–1188. (In Russian)]

- Корнилова О.А. 2004а. История изучения эндобийонтных инфузорий млекопитающих. СПб., ТЕССА, 352 с. [Kornilova O.A. 2004. History of study of endobiotic ciliates of mammalia. St-Petersburg, TESSA, 352 pp. (In Russian)]
- Корнилова О.А. 2004б. Метод комплексного обследования фауны эндобийонтных инфузорий. В сб. Функц. морф., экол. и жизн. циклы жив. Научн. тр. каф. зоол. РГПУ им. А.И. Герцена. Вып. 4. СПб., ТЕССА, 75–77. [Kornilova O.A. 2004b. The method of combined investigations of endobiotic ciliates. Sci. J. Dept. Zool. Herzen SP Univ. of Russia, 4: 75–77. (In Russian)]
- Корнилова О.А., Федорова П.Н., Мачахтыров Г.Н., Баймакова Л.Г. 2004. Биоразнообразие инфузорий из кишечника лошади (*Equus caballus*), желудка косули (*Capreolus pygargus*) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) таежной зоны Сибири. В сб. Функц. морф., экол. и жизн. циклы жив. Научн. тр. каф. зоол. РГПУ им. А.И. Герцена. Вып. 4. СПб., ТЕССА, 55–63. [Kornilova O.A., Fedorova P.N., Machachtyrov G.N., Baymakova L.G. 2004. The biodiversity of ciliates from the intestine of the horse (*Equus caballus*), from the rumen of roe deer (*Capreolus pygargus*) and reindeer (*Rangifer tarandus*) in Siberian taiga. Sci. J. Dept. Zool. Herzen SP Univ. of Russia, 4: 55–63. (In Russian)]
- Пикунов Д.Г., Середкин И.В., Арамилев В.В., Николаев И.Г., Мурзин А.А. 2009. Крупные хищники и копытные юго-запада Приморского края. Владивосток, Дальнаука, 96 с. [Pikunov D.G., Seryodkin I.V., Aramiliyov V.V., Nikolaev I.G., Murzin A.A. 2009. Krupnye khishchniki i kopytnye iūgo-zapada Primorskogo kraia. Vladivostok, Dalnauka, 96 pp. (In Russian)]
- Стрелков А., Полянский Ю. 1937. О процессе естественного отбора у некоторых Infusoria Entodiniomorphida. Зоологический журнал 16 (1): 77–87. [Strelkov A., Polyansky Yu. 1937. O processe estestvennogo otbora u nekotorych Infusoria Entodiniomorphida. Zool. Journal. 16 (1):77–87. (In Russian)]
- Brüggemann J., Giesecke D., Walser-Kärst K. 2009. Beiträge zur Wildbiologie und vergleichenden Tierphysiologie. 1. Mikroorganismen im Pansen von Rothirsch (*Cervus elaphus*) und Reh (*Capreolus capreolus*). Zeitschrift Für Tierphysiologie Tierernährung Und Futtermittelkunde 23 (1-5): 143–151. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0396.1967.tb00972.x>
- Buisson J. 1923a. Les infusoires cilies du tube digestif de l'homme et des mammiferes. Paris, Legrand, Travail du Laboratoire de Parasitologie de la Faculte de Medicine de Paris, 201 pp.
- Buisson J. 1923b. Sur quelques infusoires nouveaux ou peu connus parasites des mammiferes. Ann. Parasitol. Hum. Comp. 1: 209–246.
- Cedrola F., Senra M., Rossi M.F., Fregulia P., D'Agosto M., Dias R. 2020. Trichostomatid Ciliates (Alveolata, Ciliophora, Trichostomatia) Systematics and Diversity: Past, Present, and Future. Front. Microbiol. 10: 2967. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02967>
- Clauss M., Müller K., Fickel J., Streich W. J., Hatt J.-M., Südekum K.-H. 2011. Macroecology of the host determines microecology of endobionts: protozoal faunas vary with wild ruminant feeding type and body mass. J. Zool. 283: 169–185. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00759>
- Cunha A.M. 1914. Ueber die Ziliaten, welche in Brasilien im Magen von Rindern und Schafen vorkommen. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz 6: 58–67.
- Dehority B.A. 1993. Laboratory Manual for Classification and Morphology of Rumen Ciliate Protozoa. CRC Press, Inc., Boca Raton, FL, 128 pp.
- Dehority B.A. Orpin C.G. 1997. Development of, and natural fluctuations in rumen microbial populations. In: The Rumen Microbial Ecosystem, 2nd ed., 196–235. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1453-7_5
- Dogiel V.A. 1925. Nouveaux infusoires de la famille de Ophryoscolecidae parasites d'antilopes africaines // Annales de Parasitologie Humaine et Comparee 3: 116–142.
- Dogiel V.A. 1927. Monographie der Familie Ophryoscolecidae. Arch. Protistenk. 59: 1–288.
- Enzinger W., Hartfiel W. 1998. Auswirkungen gesteigerter Energie- und Proteingehalte des Futters auf Fermentationsprodukte, Fauna und Schleimhaut des Pansens von Wildwiederkäuern (Damhirsch/Reh) im Vergleich zu Hauswiederkäuern (Schaf/Ziege). Z. Jagdwiss 44: 201–220.
- Hungate R.E. 1978. The rumen protozoa. In: Parasitic Protozoa. London, Academic Press, vol. 2, 655–695.
- Imai S. 1998. Phylogenetic Taxonomy of Rumen Ciliate Protozoa Based on Their Morphology and Distribution. J. Appl. Anim. Res. 13: 1–2, 17–36. <https://doi.org/10.1080/09712119.1998.9706670>
- Imai S., Kinoshita M., Ogimoto K. 1983. Distribution of the rumen ciliate Protozoa in the deer. New Strateg. Improv. Anim. Prod. Hum. Welfare. Proc. 5 World Conf. Anim. Prod., Tokyo, Aug. 14-19, 1983, 2. Free Commun. Pap. Tokyo 1983, 337–338.

- Ito A., Ishihara M., Imai S. 2014. *Bozasella gracilis* n. sp. (Ciliophora, Entodiniomorphida) from Asian elephant and phylogenetic analysis of entodiniomorphids and vestibuliferids. Eur. J. Protistol. 50: 134–152. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2014.01.003>
- Ito A., Eckardt W., Stoinsk T.S., Gillespie T.R., Tokiwa T. 2020. Three new *Prototapirella* species, *Opisthotrichum janus*, and *Troglocorys cava* add to Entodiniomorphida (Ciliophora, Trichostomatia) diversity in mountain gorillas in Rwanda. Eur. J. Protistol. 76: 125738. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2020.125738>
- Kittelmann S., Deventer S.R., Kirk M.R., Seedorf H., Dehority B.A., Janssen P.H. 2015. Phylogeny of intestinal ciliates, including *Charonina ventriculi*, and comparison of microscopy and 18S rRNA gene pyrosequencing for rumen ciliate community structure analysis. Appl. Environ. Microbiol. 81: 2433–2444. <https://doi.org/10.1128/AEM.03697-14>
- Kofoid C.A., MacLennan R.F. 1930. Ciliates from *Bos indicus* Linn. I. The genus *Entodinium* Stein. Univ. Cal. Publ. Zool. 33: 471–544.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. Mol. Biol. Evol. 35: 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Latteur B. 1968. Revision systématique de la Famille des Ophryoscolecidae Stein, 1858: sous-Famille des Entodiniinae Lubinsky, 1957, Genre *Entodinium* Stein, 1858. Ann. Soc. R. Zool. Belg. 98 (1): 1–41.
- Latteur B. 1969. Revision systématique de la famille des Ophryoscolecidae Stein, 1858: sous-famille des Entodiniinae Lubinsky, 1957, Genre *Entodinium* Stein, 1858. Ann. Soc. R. Zool. Belg. 99 (1–2): 3–25.
- Lubinsky G. 1957. Studies on the evolution of Ophryoscolecidae (Ciliata: Oligotricha). I. A new species of *Entodinium* with 'caudatum', 'loboso-spinosum' and 'dubardi' forms and some evolutionary trends in the genus *Entodinium*. Can. J. Zool. 35: 111–133.
- Nei M., Kumar S. 2000. Molecular Evolution and Phylogenetics. New York, Oxford University Press, 333 pp.
- Newbold C.J., de la Fuente G., Belanche A., Ramos-Morales E., McEwan N.R. 2015. The Role of Ciliate Protozoa in the Rumen. Front. Microbiol. 6: 1313. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01313>
- Ogimoto K., Imai S. 1981. Atlas of Rumen Microbiology. Tokyo: Japan Scientific Societies Press. 231 p.
- Østbye K., Wilson R., Rudi K. 2016. Rumen microbiota for wild boreal cervids living in the same habitat. FEMS Microbiol. Lett. 363(20), fnw233. <https://doi.org/10.1093/femsle/fnw233>
- Poljansky G., Strelkow A. 1938. Étude expérimentale sur la variabilité de quelques Ophryoscolécidés. Arch. Zool. Exp. Gen. 80: 1–123.
- Sladeczek F. 1946. Ophryoscolecidae z bachoru jelena (*Cervus elaphus* L.), dan'ka (*Dama dama* L.) a srnce (*Capreolus capreolus* L.). Vestník Československe Zoologicke Spolecnosti 10: 201–231.
- Trabalza M.M., Capecci A., Riganelli N., Acuti G., Antonini C., Olivieri O. 2005. Dietary preferences and ruminal protozoal populations in roe deer (*Capreolus capreolus*), fallow deer (*Dama dama*) and mouflon (*Ovis musimon*). Ital. J. Anim. Sci. 4 (2): 401–403. <https://doi.org/10.4081/ijas.2005.2s.401>
- Vd'acny P. 2018. Evolutionary associations of endosymbiotic ciliates shed light on the timing of the marsupial-placental split. Mol. Biol. Evol. 35 (7): 1757–1769 <https://doi.org/10.1093/molbev/msy071>
- Wertheim P. 1933. Ober die Beschaffenheit der Infusorien magen Fauna von *Capreolus capreolus* L. Zool. Anz. 106: 67–70.
- Williams A.G., Coleman G.S. 1992. The Rumen Protozoa. Brock/Springer Series in Contemporary Bioscience, 371 pp. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2776-2>

ENDOBIOTIC CILIATES FROM THE RUMEN OF THE ROE DEER *CAPREOLUS PYGARGUS*

O. A. Kornilova, L. V. Chistyakova, I. V. Seryodkin, I. P. Grabarnik

Keywords: endobiotic ciliates, *Entodinium*, *Capreolus pygargus*

SUMMARY

The fauna of endobiotic ciliates of the rumen of the Siberian roe deer *Capreolus pygargus* from Terneisky region of Primorsky Territory of Russia was investigated. In the investigated roe deer, a single ciliate species, *Entodinium dubardi*, was found, and it was found in less than 40 % of hosts in the surveyed population. We assume that the extremely low species diversity of endobiotic ciliates and the low degree of infestation of hosts are primarily associated with a decrease in the level of herding, as well as with the peculiarities of the diet of roe deer.

УДК 576.895.775:574.9/579.842.23

**РАЗНООБРАЗИЕ ПЕРЕНОСЧИКОВ ЧУМЫ:
БЛОХИ РОДА *FRONTOPSYLLA* WAGNER ET IOFF, 1926
(SIPHONAPTERA, LEPTOPSYLLIDAE)**

© 2021 г. С. Г. Медведев^{а*}, Д. Б. Вержуцкий^{б**}, Б. К. Котти^{с, д***}

^аЗоологический институт РАН,

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

^бСеверо-Кавказский федеральный университет,

ул. Пушкина, 1, Ставрополь, 355009 Россия

^сИркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,

Иркутск, 664047 Россия

^дСтавропольский противочумный институт Роспотребнадзора,

Ставрополь, 355009 Россия

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

**e-mail: verzh58@rambler.ru

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

Поступила в редакцию 01.11.2021 г.

После доработки 10.11.2021 г.

Принята к публикации 11.11.2021 г.

В обзоре проанализированы таксономическое разнообразие, особенности распространения и паразито-хозяйственных связей видов блох палеарктического рода *Frontopsylla* (Leptopsyllidae: Paradoxopsyllinae). Рассмотрена роль отдельных представителей этого рода как переносчиков возбудителя в природных очагах чумы Евразии. Показано, что 11 из 36 видов блох рода *Frontopsylla* отмечены как основные, второстепенные или случайные переносчики этой инфекции.

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

DOI: 10.31857/S003118472106003X

Данная статья является очередной в серии публикаций, посвященных анализу особенностей распространения и паразито-хозяйственных связей видов блох – активных переносчиков возбудителя чумы. В предыдущих работах (Медведев и др., 2019, 2020, 2021; Медведев, Вержуцкий, 2019; Вержуцкий и др., 2021) были рассмотрены видовой состав, распространение, биоценотические связи и эпизоотологическое значение представителей родов *Citellophilus* и *Oropsylla*, а также 18 видов родов *Rhadinopsylla* и 14 видов рода *Neopsylla*. Особое внимание было уделено паразитам сусликов и сурков – блохам *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898) и *Oropsylla silantiewi* (Wagner,

1898) – ввиду их особого значения в качестве переносчиков возбудителя чумы во многих природных очагах чумы Евразии.

Целью настоящей работы является обобщение данных по блохам рода *Frontopsylla*, некоторые представителей которого также известны как переносчики чумной инфекции. Как и ранее, в качестве основных задач поставлены оценка таксономического разнообразия, рассмотрение особенностей распространения и паразито-хозяйинных связей видов данного рода в целом и, в частности, тех видов, которые являются основными, второстепенными или случайными переносчиками возбудителя чумы в различных регионах мира.

Положение рода *Frontopsylla* в семействе Leptopsyllidae

В мировой фауне в настоящее время насчитывается 36 видов и 25 подвидов блох рода *Frontopsylla*. Таким образом, можно считать, что в мире имеется 61 форма блох видового и подвидового ранга, относящихся к этому роду. Преобладающее число видов и подвидов рода *Frontopsylla* паразитирует на широком круге прокормителей, относящихся, главным образом, к отрядам грызунов и зайцеобразных, а также птицах.

Род *Frontopsylla* принадлежит к подсем. Paradoxopsyllinae – одному из трех подсемейств сем. Leptopsyllidae (Медведев, Котти, 1992). Сем. Leptopsyllidae насчитывает более 235 видов, принадлежащих к 30 родам, которые паразитируют преимущественно на грызунах. Большая часть видов сем. Leptopsyllidae относится к трибам Leptopsyllini (насчитывает 68 видов), Amphipsyllini (36 видов) и Paradoxopsyllini (125 видов). Особенностью распространения семейства является то, что большая часть его представителей – 205 видов из 26 родов (87% от их общего числа) обитает в Палеарктике. В Неарктике же представлено 17 видов из семи родов, а из Афротропической и Индо-Малайской областей известно по 10 видов, относящихся к трем–четырем родам. Значительная часть новых видов сем. Leptopsyllidae, описанных в последние десятилетия, приурочена преимущественно к горным ландшафтам. Так, в последние десятилетия из сем. Leptopsyllidae было описано семь видов рода *Frontopsylla*.

Ранее было предложено несколько классификаций сем. Leptopsyllidae (Hopkins, Rothschild, 1971; Гончаров, 1981; Медведев, Котти, 1992). Общим для всех классификаций было то, что род *Leptopsylla* и близкие к нему роды, объединяемые в трибу Leptopsyllini, выделяется в одноименное подсем. Leptopsyllinae. Данные молекулярно-генетического анализа показали также, что подсемейства Paradoxopsyllinae и Leptopsyllidae являются парафилетическими. При этом подтвердилась близость трибы Leptopsyllini к монотипной трибе Amphipsyllini (Zhu et al., 2015). Согласно нашей классификации триба Paradoxopsyllini включает роды *Frontopsylla* (36 видов), *Ctenophyllus* (22 вида), *Paradoxopsyllus* (44 вида), *Ophthalmopsylla* (11 видов), *Phaenopsylla* (семь видов) и *Brachyctenonotus* (один вид).

Представители различных подсемейств и триб сем. Leptopsyllidae значительно отличаются друг от друга не только морфологическими признаками, но также по частоте питания и яйцекладки и по приуроченности к телу хозяина. Известно, что при одной и той же температуре частота питания и яйцекладки у блох трибы Paradoxopsyllini ниже, чем у блох трибы Leptopsyllini. Согласно имеющимся данным к «блохам шер-

сти» (по степени приуроченности к телу хозяина) должны быть отнесены виды родов *Leptopsylla* и *Peromyscopsylla*. Полагают, что среди представителей сем. Leptopsyllidae «блохи гнезда» отсутствуют, а виды рода *Frontopsylla*, а также родов *Ctenophyllus*, *Ophthalmopsylla* и *Paradoxopsyllus* занимают промежуточное положение между «блохами шерсти» и «блохами гнезда» (Котти, Жильцова, 2019).

Род *Frontopsylla*, как и другой, близкий к нему, род *Paradoxopsyllus*, имеет Европейско-Сибирско-Турано-Ирано-Центрально-Восточноазиатский ареал. Блохи обоих родов паразитируют на пищухах, сусликах, хомяковых, полевоочих и мышинных, но при этом виды рода *Frontopsylla* тесно связаны с сурками и тушканчиками, а блохи рода *Paradoxopsyllus* – с хомячками. Хозяева представителей подродов *Frontopsylla*, *Mafrontia* и *Profrontia* – грызуны семейств беличьих, хомяковых, мышинных и тушканчиковых, пищуховые, а подрод *Orfrontia* (шесть видов) включает паразитов воробьиных птиц в Евразии.

Количество видов рода *Frontopsylla* убывает по направлению с востока на запад Палеарктики. Так, наибольшее количество видов и подвидов, соответственно – 12 и 10, представлено в Центральноазиатской подобласти. В Восточноазиатской подобласти известно пять видов и девять подвидов. В фауне Европейской провинции род *Frontopsylla* известен только по пяти видам и двум подвидам, в фауне Сибирской провинции – по трем видам и пяти подвидам. По одному виду род *Frontopsylla* представлен в Туранской (здесь еще указывают на наличие трех подвидов) и Иранской подобластях. Могут быть выделены следующие центры видового разнообразия рода *Frontopsylla*: 1) тибетский (восемь видов), 2) восточнокитайский горный (шесть видов) и южносибирский горный (шесть видов), 3) среднеазиатский (пять видов), 4) дальневосточный (пять видов), 5) кавказский (четыре вида), 6) центральноазиатский равнинный (четыре вида) и гималайский (пять видов).

В фауне России представлено 12 видов и семь подвидов рода *Frontopsylla*. Так, в частности, Европейские ареалы имеют *F. (F.) s. caucasica* Ioff et Argyropulo, 1934, *F. (Orfrontia) frontalis gud* Argyropulo, 1935 и *F. (Orfrontia) laeta* (J. et R., 1920), а Сибирские ареалы – *F. (F.) luculenta* (J. et R., 1924). Европейско-Сибирско-Азиатские ареалы присущи *F. (F.) elata* (J. et R., 1915) (Европейско-Сибирско-Восточноазиатско-Центральноазиатско-Туранский тип ареала), *F. (Orfrontia) lapponica* (Nordberg, 1935) (Европейско-Сибирско-Центральноазиатский), *F. (O.) frontalis* (Rothschild, 1908) (Европейско-Центральноазиатско-Сибирско-Турано-Восточноазиатский). Европейско-азиатские (несибирские) ареалы присущи видам с Европейско-Туранским ареалами – *F. (Mafrontia) macrophthalma* (J. et R., 1915), *F. (F.) caucasica popovi* Lebedew, 1953 и *F. (F.) semura* Wagner et Ioff, 1926, а также *F. (Orfrontia) frontalis alatau* Fedina, 1946. Этим четырем видам присущ Европейско-Турано-Центральноазиатский тип ареала. Азиатско-Сибирские ареалы имеют *F. (F.) elata botis* Jordan, 1929 (Сибирско-Восточно-Центральноазиатский), *F. (F.) elatoides longa* Mikulin, 1958 (Сибирско-Турано-Центральноазиатский), а также *F. (Orfrontia) frontalis baikal* Ioff, 1946 и *F. (F.) wagneri* Ioff, 1928 (Сибирско-Центральноазиатский). Азиатские (несибирские) ареалы присущи *F. (F.) hetera* Wagner, 1933, *F. (F.) scalonae* Kotti, 1992 и *F. (F.) elata taishiri* Emelyanova, 1950 с Центральноазиатским типом ареалов, а также

F. (F.) elatoides Wagner, 1928 с Турано-Центральноазиатским. Таким образом, наиболее широкое распространение, охватывающее Европейско-Сибирскую подобласть и некоторые регионы Азии, имеют паразит полевков – блоха *Frontopsylla elata* и паразит птиц, селящихся в норах грызунов, – блоха *F. frontalis*.

По нашим данным, виды и подвиды рода *Frontopsylla* в общей сложности отмечались на 114 видах 60 родов 22 семейств четырех отрядов млекопитающих и трех отрядов птиц. Среди основных хозяев преобладают грызуны и птицы. В частности, виды рода обнаружены на 90 видах грызунов из 33 родов. Среди грызунов хозяевами блох рода *Frontopsylla* указываются около 40 видов из 15 родов хомяковых (Cricetidae), 21 вид из шести родов мышиных (Muridae), 19 видов из пяти родов беличьих (Sciuridae) и шесть видов из четырех родов тушканчиковых (Dipodidae). Хозяевами блох рода *Frontopsylla* из других отрядов являются зайцеобразные (Lagomorpha): девять видов пищух рода *Ochotona* (Ochotonidae) и один вид зайцевых рода *Lepus* (Leporidae). Виды рода *Frontopsylla* были обнаружены на 29 видах птиц 19 родов 10 семейств из трех отрядов. Так, в качестве хозяев указывались 27 видов из восьми семейств воробьинообразных птиц, большая часть которых строят гнезда на земле.

Номинативный подрод *Frontopsylla* характеризуется Восточноевропейско-Азиатским ареалом. Он насчитывает 25 видов, которые паразитируют на полевках, мышах, сусликах, тушканчиках и пищухах. Единственный представитель подрода *Mafrontia*, *F. macrophalma* – паразит тушканчиков родов *Allactaga*, *Alactagulus*, *Stylodipus* и *Jaculus* – имеет Кавказско-Среднеазиатский ареал. Шесть видов подрода *Orfrontia* – паразиты воробьиных птиц в Евразии. Подрод *Profrontia* представлен тремя видами – паразитами полевков и других грызунов, обитающих в Средней и Передней Азии, а также Гималаях.

Имеются данные о годовых циклах ряда видов рода *Frontopsylla*. Так, у блох *F. caucasica*, *F. luculenta*, *F. hetera* и *F. glabra* Ioff, 1946 имаго присутствуют в природе круглогодично. Размножение у этих видов происходит в теплый период, с весны до осени. Индексы обилия обычно выше в весенне-осенний период. Географическая изменчивость особенностей годового цикла известна для *F. semura*. При обитании в горах имаго этого вида встречаются в природе и размножаются весной и летом, на равнине – весной.

Виды рода *Frontopsylla* – переносчики возбудителя чумы

Frontopsylla (Frontopsylla) elata (J. et R., 1915)

Данный политипический вид подразделялся на большое количество подвидов. Так, Льюис (Lewis, 1974), например, относил к *F. elata* 11 подвидов. Еще в середине прошлого века Иофф и Скалон (1954) указали на возможность выделения некоторых из подвидов в самостоятельные виды, и позднее *F. elata* был разделен на четыре самостоятельных вида (Гончаров, 1984; Гончаров и др., 1989). Согласно А.И. Гончарову *F. elata* включает подвиды *F. e. elata*, *F. e. botis* и *F. e. taishiri*; *F. caucasica* – *F. c. caucasica*, *F. c. koku* Ioff, 1946 и *F. c. popovi*; *F. humida* Tiflov, 1937 – *F. h. humida* и *F. h. pilosa* Ioff, 1946. Данной классификации мы будем придерживаться ниже.

Тип ареала: Транспалеарктический, Европейско-Сибирско-Центральноазиатский. Ареал: горная часть Средней Азии, Южной Сибири, равнины Центральной Азии и Восточного Китая, юг Дальнего Востока.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на 43 видах 20 родов девяти семейств из четырех отрядов млекопитающих, распространенных в горных областях. Среди них присутствуют пищуховые рода *Ochotona* (4 вида). Среди грызунов в качестве прокормителей указывались хомяковые – джунгарский хомячок (*Phodopus sungorus* (Pallas, 1773)) и узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* (Pallas, 1779)), ряд видов родов *Alticola* (4), *Clethrionomys* (2), *Cricetulus* (3) и *Meriones* (2); тушканчиковые – тушканчик-прыгун (*Allactaga sibirica* (Forster, 1778)); беличьи – азиатский бурундук (*Tamias sibiricus* (Laxmann, 1769)), ряд видов родов *Marmota* (2) и *Spermophilus* (4); мышинные – мышь-малютка (*Micromys minutus* (Pallas, 1771)), домовая мышь (*Mus musculus* L., 1758) и серая крыса (*Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769)), а также ряд видов рода *Apodemus* (5). Имеются также сборы блох с насекомоядных (Eulipotyphla) с малой белозубки (*Crociodura suaveolens* (Pallas, 1811)), а также среди хищных с песцовых – корсака (*Vulpes corsac* (L., 1768)) и куных – ласок и хорьков рода *Mustela* (4).

Ареалы подвидов *F. elata* следующие: *F. e. botis* – южная часть Восточной Сибири и Дальнего Востока, равнины Центральной Азии и Восточного Китая; *F. e. elata* – южная часть Западной и Средней Сибири, Тянь-Шань, Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Котловина Больших озер, Хангайско-Хэнтэйский горный район, Алтай и Монгольский Алтай; *F. e. taishiri* – Тува, Алтай, Монгольский и Гобийский Алтай, Котловина Больших озер, Хангайско-Хэнтэйский горный район и равнины Восточной Монголии.

Инфицированность возбудителем чумы блох этого вида: единичные случаи обнаружения зараженных блох *F. elata botis* выявлены в Ганьсу-Нинся-Хуэйском природном очаге в Китае, где основным носителем чумы является алашанский суслик (*Spermophilus alashanicus* (Büchner, 1888)), а к основным переносчикам относят блох *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898) и *Frontopsylla abagaitui* (The Atlas ..., 2000; Никитин и др., 2009).

На территории России естественная зараженность чумой блох *F. e. elata* отмечалась в Тувинском и Горно-Алтайском природных очагах чумы. От этого подвида в Туве с 1964 по 2017 г. изолировано два штамма чумного микроба (Балахонов и др., 2019), в Горном Алтае с 1961 по 2013 г. также получено два изолята возбудителя (Балахонов и др., 2014). Единичные инфицированные чумой блохи данного подвида обнаруживались в природных очагах Монголии (Bolormaa et al., 2010) и в Ганьсу-Шэньсийском природном очаге Китая (The Atlas ..., 2000).

В сентябре 1959 г. З.И. Щекуновой были выделены культуры возбудителя чумы от блох *F. elata taishiri*, собранных с монгольской пищухи (*Ochotona pallasi* (Gray, 1867)), на пограничной с Алтаем территории Монголии (Жовтый, 1969).

F. (F.) caucasica Ioff et Argypulo, 1934

Тип ареала: Транспалеарктический, Европейско-Сибирско-Туранский. Ареал: горные районы Кавказа, Средней Азии, Казахстана и Южной Сибири.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на 10 видах семи родов четырех семейств из трех отрядов млекопитающих. Среди них монгольская пищуха, а также

такие грызуны как водяная полевка (*Arvicola terrestris* (L., 1758)) и ряд видов полевок рода *Microtus* (4) (Cricetidae), лесная мышь (*Apodemus sylvaticus* (L., 1758)), домовая мышь и серая крыса (Muridae). Имеются находки с обыкновенной ласки (*Mustela nivalis* (L., 1766)).

Ареалы подвидов *F. caucasica* следующие: *F. c. caucasica* – Большой и Малый Кавказ; *F. c. koksui* – Тянь-Шань, Джунгарский Алатау; *F. c. popovi* – Казахстан и Южная Сибирь.

Инфицированность возбудителем чумы: *F. c. caucasica* считается второстепенным переносчиком в Гюмрийском, Присеванском, Зангезуро-Карабахском и Восточно-Кавказском природных очагах (основной носитель – обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* (Pallas, 1778)) (Природные очаги ..., 2004; Кадастр ..., 2016). В опытах по передаче возбудителя чумы были использованы 372 блохи этого подвида. Насекомых содержали при 13°C и при 18–20°C, подкормки производили ежедневно или с интервалами через двое суток. Использовали штамм возбудителя чумы, выделенный от блох из Дагестанского высокогорного очага чумы, а в качестве прокормителей брали белых мышей. Начало блокообразования отмечено в поздние сроки – на 23–28-е сутки. Последняя блокированная блоха обнаружена на 101-е сутки после заражающего кормления. Всего выявлено формирование блоков преджелудка у восьми особей. Уровень блокообразования по группам колебался от 0.9 до 3.6% к числу взятых в опыт особей. Передача чумного микроба белым мышам отмечена в семи случаях. На 116-е сутки из семи насекомых были выделены культуры чумного микроба. Эти данные свидетельствуют, что блоха *F. c. caucasica* может принимать активное участие как в трансмиссии возбудителя чумы, так и в продолжительном, до четырех месяцев, сохранении инфекции (Лабунец и др., 1987).

F. (F.) chaetophora Mikulin, 1958

Тип ареала: Сибирский. Ареал: Казахстан.

Хозяева: малый суслик (*Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778)).

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (F.) elatoides Wagner, 1928

Тип ареала: Сибирско-Турано-Центральноазиатский. Ареал: Казахстан, горы Средней Азии (Джунгарский Алатау), юг Средней и Восточной Сибири.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на 25 видах 12 родов шести семейств из четырех отрядов млекопитающих. Среди них отмечались пищуховые рода *Ochotona* (2); хомяковые – полевка Брандта, хомячок Роборовского (*Phodopus roborovskii* (Satunin, 1903)), а также различные виды родов *Alticola* (2), *Cricetulus* (3) и *Meriones* (2); тушканчиковые – тушканчик-прыгун; беличьи – родов *Spermophilus* (4) и *Marmota* (3). В частности, среди сусликов этот вид часто отмечается на длиннохвостом (*Urocitellus undulates* (Pallas, 1778)) и краснощеком сусликах (*Spermophilus erythrogenys* (Brandt, 1841)). Имеются сборы блох этого вида с четырех видов ласок и хорьков рода *Mustela*, а также с клушицы (*Pyrrhocorax pyrrhocorax* (L., 1758)) (Corvidae).

Ареалы подвидов *F. elatoides* следующие: *F. e. elatoides* – Забайкалье, Алтай, Тува, Котловина Больших озер и Хангайско-Хэнтэйский горный район; *F. e. longa* – Центральный Казахстан, Тарбагатай, Алтай, Монгольский Алтай, Тува и Котлови-

на Больших озерах; *F. e. orthodigita* Murzakhmetova, 1969 – Центральный Казахстан и Джунгарский Алатау.

Инфицированность возбудителем чумы: является второстепенным переносчиком в Тувинском природном очаге чумы, с 1964 по 2017 г. здесь из 1206 изолятов от блох *F. elatoides* получено 65 культур (5.4%) возбудителя чумы (Балахонов и др., 2019). Также в качестве второстепенного переносчика *F. elatoides* отмечен в Восточно-Тяньшанском природном очаге чумы (The Atlas ..., 2000).

В Тувинском природном очаге чумы данный вид, как и основной переносчик *Citellophilus tesquorum*, в большом числе накапливается в выводковых гнездах длиннохвостого суслика и, за счет высокой плотности, может играть определенную роль в эпизоотическом процессе в период активизации эпизоотий (Вержужский, 2012).

При проведении экспериментальных работ по передаче чумной инфекции в трех опытах с *F. e. elatoides* использовано 432 особи. При подкормках блох на белых мышах (июнь–июль) блокообразования отмечено не было, однако при этом в 15.3% случаев зарегистрирована передача микроба зверькам при групповых подкормках насекомых (Воронова, 1984). Два опыта поставлены с использованием длиннохвостого суслика в качестве прокормителя блох *F. e. elatoides* (в июне–июле и августе). В одном из этих опытов (август) выявлены две блохи с блоком преджелудка (1.0%) на 13-е и 19-е сутки после инфицирования насекомых (Базанова, Климов, 2008).

F. (F.) glabra Ioff, 1946

Тип ареала: Центральнoазиатский. Ареал: Тянь-Шань, Памиро-Алай и Куньлунь.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на семи видах из шести родов трех семейств грызунов. Среди хомяковых это рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780)), серый хомячок (*Cricetulus migratorius* (Pallas, 1773)), узкочерепная (памирская) полевка; среди мышиных – лесная мышь; среди беличьих – тяньшаньский (реликтовый) суслик (*Spermophilus relictus* (Kaschkarov, 1923)).

Ареалы подвидов *F. glabra* следующие: *F. g. glabra* – Тянь-Шань, Памиро-Алай и Западный Куньлунь; *F. g. neutral* Mikulin, 1957 – Западный и Центральный Тянь-Шань; *F. g. vara* Mikulin, 1960 – Памиро-Алай и Гималаи.

Инфицированность возбудителем чумы: является одним из двух основных переносчиков (вместе с *Amphipsylla phaiomidis* Ioff, 1946) в Гиссарском очаге чумы (Природные очаги ..., 2004). По имеющимся данным (Слудский и др., 2003), с 1970 по 1991 г. в этом очаге от блох этого вида изолирован 201 штамм чумного микроба (33.9% от всех штаммов, выделенных от блох).

F. (F.) hetera Wagner, 1933

Тип ареала: Центральнoазиатский. Ареал: степные районы юга Средней Азии, равнины Центральной Азии.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на 24 видах 14 родов шести семейств из трех отрядов млекопитающих и одного отряда птиц. Среди них указывались пищуховые рода *Ochotona* (3); хомяковые – обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* (Pallas, 1770)), полевка Брандта (*Lasiopodomys brandti* (Radde, 1861)), узкочерепная (памирская) полевка, ряд видов родов *Alticola* (3), *Cricetulus* (2), *Meriones* (2) и *Phodopus* (2); тушканчиковые – тушканчик-прыгун; беличьи – ряд видов родов *Marmota* (2)

и *Spermophilus* (2). Блох этого вида собирали с хищных рода *Mustela* (2) и дроздовых птиц (Turdidae) – каменки-плясуны (*Oenanthe isabellina* (Temminck, 1829)).

Инфицированность возбудителем чумы: по имеющимся данным (Жовтый, 1969), инфицированные возбудителем чумы блохи обнаруживались с июня по сентябрь в Туве, Горно-Алтайской области и Монголии. В Тувинском природном очаге чумы считается второстепенным переносчиком. Так, с 1964 по 2017 г. от *F. hetera* получено 22 культуры возбудителя чумы (1.8% всех культур, выделенных в очаге от блох) (Балахонов и др., 2019). В Горно-Алтайском очаге чумы эпизоотический процесс поддерживается несколькими видами блох, в число которых входит и *F. hetera*, т. е. данный вид считается одним из основных переносчиков чумы в этом очаге. С 1961 по 2013 г. от блох *F. hetera* получено 87 изолятов чумного микроба (Балахонов и др., 2014). Естественная зараженность *F. hetera* чумой указывается и для Монголии (Bolormaa et al., 2010).

Эксперименты с изучением эффективности блохи *F. hetera* были проведены также в Горно-Алтайском природном очаге чумы (Якуба и др., 1978). В опытах использовано около 3500 блох. Авторами показано, что данная блоха способна заражаться возбудителем чумы алтайского подвида, образовывать блохи и передавать чумной микроб интактным зверькам. При относительно небольшом числе зарегистрированных случаев трансмиссии чумного микроба, эта блоха за счет высокой численности играет достаточно значимую роль в передаче и распространении возбудителя. Более важным является ее значение в длительном сохранении инфекции. В экспериментах этот вид сохранял чумной микроб на протяжении двух месяцев (срок наблюдения). По результатам исследований в полевых условиях (Ивженко и др., 1974) инфицированные блохи *F. hetera* в прикопанной норе монгольской пищухи оставались зараженными в течение 228 дней (срок наблюдений).

В более поздних экспериментальных работах по передаче возбудителя чумы было использовано 659 блох. В двух опытах насекомых инфицировали и подкармливали на белых мышах и сусликах, в третьем – на монгольских пищухах. Ни в одном из этих экспериментов у *F. hetera* не наблюдали блокообразования и не регистрировали передачи ими чумного микроба (Воронова, 1984; Базанова, Климов, 1990).

F. (F.) humida Tiflov, 1937

Тип ареала: Центральноеазиатский. Ареал: Тянь-Шань и Терской-Алатау.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на четырех видах четырех родов из четырех семейств грызунов. Среди них, в частности, указывались узкоочерепная полевка и лесная мышь; среди полутушканчиковых (Zapodidae) – тянь-шаньская мышовка (*Sicista tianshanica* (Salensky, 1903)); среди соневых (Gliridae) – лесная соня (*Dryomys nitedula* (Pallas, 1779)).

Ареалы подвигов *F. humida* следующие: *F. h. humida* – Тянь-Шань; *F. h. pilosa* – Терской-Алатау.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (F.) kunitskyi Maslennikova et Kunitskaya, 1982

Тип ареала: Туранский. Ареал: Северный Тянь-Шань.

Хозяева: реликтовый суслик.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (F.) luculenta (Jordan et Rothschild, 1923)

Тип ареала: Сибирско-Центральноазиатский. Ареал: юг Средней и Восточной Сибири, равнины Центральной Азии.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на широком круге хозяев, включающем 32 вида 20 родов девяти семейств из трех отрядов млекопитающих. Среди них указывают преимущественно различные виды лесных и лесостепных грызунов и пищух, а также двух отрядов птиц. В частности, в качестве хозяев из зайцеобразных указывались заяц-толай (*Lepus tolai* (Pallas, 1778)) и ряд видов пищух рода *Ochotona* (3); из грызунов – гималайская полевка (*Alticola roylei* (Gray, 1842)), красная полевка (*Myodes rutilus* (Pallas, 1779)), барабинский хомячок (*Cricetulus barabensis* (Pallas, 1773)), желтая пеструшка (*Eolagurus luteus* (Eversmann, 1840)), полевка Брандта, когтистая песчанка (*Meriones unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867)) и даурский цокор (*Myospalax aspalax* (Pallas, 1776)), а также ряд видов хомяковых родов *Microtus* (3) и *Phodopus* (2). Из тушканчиковых в качестве хозяев указывается мохноногий тушканчик (*Dipus sagitta* (Pallas, 1773)) и тушканчик-прыгун; из беличьих – ряд видов родов *Marmota* (2) и *Spermophilus* (5). Кроме того, блохи этого вида были собраны с хищных – корсака и ряда видов рода *Mustela* (3), а также соколов рода *Falco* (Falconidae). Имеются указания на находки на береговой ласточке (*Riparia riparia* (L., 1758)) (Hirundinidae).

Ареалы подвидов *F. luculenta* следующие: *F. l. luculenta* – Прибайкалье, Забайкалье, Якутия, Северо-Восточный Китай, Дальний Восток; *F. l. parilis* Jordan, 1929 – Забайкалье, Северо-Восточный Китай, Котловина Больших озер, Хангайско-Хэнтэйский горный район, равнины Восточной Монголии и восточная часть пустыни Гоби.

Инфицированность возбудителем чумы: в Забайкальском природном очаге чумы считается второстепенным переносчиком (Вершинин, 1993). По приведенным данным (Жовтый, 1969), блохи *F. l. luculenta* обнаруживались инфицированными в природе в Юго-Восточном Забайкалье и в Китае с мая по сентябрь. В период выявления активных эпизоотий на даурском суслике (1966–1970 г.) в Забайкальском очаге от блох этого вида, собранных с даурского суслика, даурской пищухи и полевки Брандта, выделено 15 штаммов чумного микроба (Голубинский и др., 1987). Зараженные чумой блохи найдены в Монголии (Bolormaa et al., 2010). В Китае участие *F. luculenta* в эпизоотическом процессе указывается для трех очагов чумы: Ксилингольского (основной носитель – полевка Брандта, основные переносчики – блохи *Amphipsylla primaris* J. et R., 1915, *Neopsylla pleskei* Ioff, 1928 и *Frontopsylla luculenta*); Южно-Маньчжурского (основной носитель – даурский суслик, основной переносчик – *Citellophilus tesquorum*, второстепенный – *Frontopsylla luculenta*) и Эрлянского (основной носитель – монгольская песчанка, к основным переносчикам относят *Nosopsyllus laeviceps* (Wagner, 1909), *Xenopsylla conformis* (Wagner, 1903) и *Neopsylla pleskei*; *Frontopsylla luculenta* упоминается в качестве случайного переносчика) (The Atlas ..., 2000; Никитин и др., 2009).

При экспериментальных исследованиях по изучению роли отдельных видов блох в энзоотии чумы в Забайкальском природном очаге чумы в семи сериях опытов было использовано 1816 блох *F. luculenta* (Феоктистов и др., 1974). Блох заражали на агонирующих белых мышах или даурских сусликах, содержали в субстрате из стерильного

песка и опилок, подкармливая через 3–5 дней на белых мышах, даурских сусликах или полевках Брандта. Образования блока преджелудка ни в одном из опытов не выявлено. Передача возбудителя чумы блохами этого вида зарегистрирована лишь в одном случае, при групповом кормлении на полевке Брандта с гибелью зверька и выделением возбудителя из его органов. При температуре 4–8°C без подкормок блохи *F. luculenta* сохраняли возбудитель до 30 дней. Авторы этого исследования сделали вывод о невысокой значимости данного вида в поддержании эпизоотического процесса в данном очаге.

F. (F.) scalonae Kotti, 1992

Тип ареала: Центральноазиатский. Ареал: Тува.

Хозяева: тушканчик-прыгун.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (F.) semura Wagner et Ioff, 1926

Тип ареала: Европейско-Туранский. Ареал: Восточная Европа, Кавказ, Прикаспийско-Туранская страна, Казахстан.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на 13 видах 11 родов семи семейств из двух отрядов млекопитающих и одного вида птиц. В качестве основных хозяев указывают малого, горного (*Spermophilus musicus* (Menetrie, 1832)) и крапчатого (*S. suslicus* (Guldenstaedt, 1770)) сусликов. Кроме того, блохи этого вида известны с других хомяковых – тамарисковой песчанки (*Meriones tamariscinus* (Pallas, 1773)). Среди хомяковых блохи этого вида собраны с общественной (степной) полевки (*Microtus socialis* Pallas, 1773); среди тушканчиковых – с малого (*Allactaga elater* (Lichtenstein, 1825)) и египетского (*Jaculus jaculus* (L., 1758)) тушканчиков, а также обыкновенного емуранчика (*Stylodipus telum* (Lichtenstein, 1823)). Из мышинных в качестве хозяев указывались домовая мышь и серая крыса, из мышовок – степная мышовка (*Sicista subtilis* (Pallas, 1773)). Блохи этого вида собраны с обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* (L., 1758)) и каменки-плясуньи.

Инфицированность возбудителем чумы: является случайным переносчиком, единичные зараженные чумой блохи этого вида обнаружены в Прикаспийском степном, Дагестанском равнинно-предгорном, Волго-Уральском степном, Зауральском степном (Урало-Уильском), Прикаспийском песчаном и Волго-Уральском песчаном природных очагах чумы (Каримова, Неронов, 2007; Гончаров и др., 2013; Кадастр ..., 2016).

F. (F.) tjanshanica Shwartz, 1953

Тип ареала: Центральноазиатский. Ареал: Центральный Тянь-Шань.

Хозяева: тушканчик-прыгун. Кроме того, среди беличьих *F. tjanshanica* отмечался на альпийском сурке (*Marmota marmota* (L., 1758)), а среди хомяковых – на полуденной песчанке (*Meriones meridianus* (Pallas, 1773)).

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (F.) wagneri Ioff, 1928

Тип ареала: Сибирско-Центральноазиатский. Ареал: юг Средней и Восточной Сибири, Центральная Азия и Восточный Китай.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на широком круге хозяев, включающем 16 видов 11 родов шести семейств из трех отрядов млекопитающих. В качестве

основного хозяина указывается тушканчик-прыгун. Кроме того, блохи *F. wagneri* были обнаружены среди зайцеобразных на зайце-толае и даурской пищухе (*Ochotona dauurica* (Pallas, 1776)); среди хомяковых – на хомячке Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* (Brandt, 1859)) и полевке Брандта; среди беличьих – на полуденной и когтистой песчанках, полевке-экономке (*Microtus oeconomus* (Pallas, 1776)), байбаке (обыкновенном сурке) (*Marmota bobak* (Muller, 1776)), даурском (забайкальском) суслике (*Spermophilus dauricus* (Brandt, 1843)), краснощеком и длиннохвостом (*Urocitellus undulates* (Pallas, 1778)) сусликах; среди тушканчиковых – на гобийском (*Allactaga bullata* G. Allen, 1925), малом и мохноногом тушканчиках, а также тушканчике-прыгуне. Кроме того, блох этого вида собирали с корсака.

Инфицированность возбудителем чумы: в Тувинском природном очаге чумы выделена одна культура возбудителя чумы от блохи этого вида (Балахонов и др., 2019).

F. (F.) kimae Kunitskaya et Erzhanov, 2000

Тип ареала: Туранский. Ареал: Казахский мелкосопочник.

Хозяева: тушканчик-прыгун.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (F.) spadix (J. et R., 1921)

Тип ареала: Восточноазиатский. Ареал: Китай.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на 13 видах девяти родов четырех семейств из двух отрядов млекопитающих. Среди них отмечалась тибетская пищуха (*Ochotona thibetana* (Milne-Edwards, 1872)); среди хомяковых – длиннохвостый хомячок (*Cricetulus longicaudatus* (Milne-Edwards, 1867)) и сиккимская горная полевка (*Pitymys sikimensis* (Hodgson, 1849)); среди тушканчиковых – тушканчик-прыгун; среди мышиных – нилгирийская мышь (*Mus famulus* Bonhote, 1898) и полевка Андерсона (*Myodes andersoni* (Thomas, 1905)), а также ряд видов родов *Apodemus* (3), *Niviventer* (2) и *Rattus* (2).

Инфицированность возбудителем чумы: обнаружена зараженность в Китае (Liu et al., 1986 – цит. по: Гончаров и др., 2013).

F. (Profrontia) ambigua Fedina, 1946

Тип ареала: Турано-Центральноазиатский. Ареал: Казахстан, Передняя, Средняя и Центральная Азия.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на восьми видах семи родов четырех семейств из двух отрядов млекопитающих. Среди хомяковых отмечались на горной (*Alticola stoliczkanus* (Blanford, 1875)) и обыкновенной полевках, мышевидном хомячке (*Calomyscus bailwardi* Thomas, 1905); среди мышиных – на лесной мыши и туркестанской крысе (*Rattus pyctoris* (Hodgson, 1845)); среди беличьих – на длиннохвостом (красном) (*Marmota caudata* (Geoffroy, 1842)) и гималайском (*Marmota himalayana* (Hodgson, 1841)) сурках. Кроме того, блох *F. ambigua* снимали с обыкновенной белозубки (*Crocidura russula* (Hermann, 1780)).

Инфицированность возбудителем чумы не установлена.

F. (P.) ornata Tiflov, 1937

Тип ареала: Турано-Центральноазиатский. Ареал: Передней, Средней и Центральной Азии.

Хозяева: блохи этого вида являются паразитами мелких лесных грызунов в горах. Среди них отмечались гималайская полевка и серый хомячок, а также узкочерепная полевка и лесная мышь.

Инфицированность возбудителем чумы: в Гиссарском природном очаге чумы (основной носитель – арчовая полевка) является случайным переносчиком – за период с 1970 по 1991 г. изолировано две культуры возбудителя чумы (Слудский и др., 2003).

F. (P.) protera Wagner, 1933

Тип ареала: Турано-Центральноазиатский. Ареал: Тянь-Шань, Памир и в Гималаи.

Хозяева: горной серебристой полевки.

Инфицированность возбудителем чумы: в Гиссарском природном очаге от блох этого вида были выделены три культуры возбудителя чумы (Слудский и др., 2003).

F. (Mafrontia) macrophthalma (Jordan et Rothschild, 1915)

Тип ареала: Европейско-Туранский. Ареал: Нижнее Поволжье, Кавказ, Казахстан и Средняя Азии.

Хозяева: малый тушканчик. Кроме того, был собран с желтого суслика (*Spermophilus fulvus* (Lichtenstein, 1823)).

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (Orfrontia) cornuta Ioff, 1946

Тип ареала: Центральноазиатский. Ареал: Тянь-Шань, Тува.

Хозяева: городская (*Delichon urbica* (L., 1758)) и даурская (рыжепоясничной) (*Cecropis daurica* (Laxmann, 1769)) ласточки.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (O.) frontalis (Rothschild, 1909)

Тип ареала: Европейско-Сибирско-Центральноазиатский. Ареал: от Альп на западе до Центральной Азии на востоке.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на 45 видах 27 родов 13 семейств из двух отрядов птиц и трех отрядов млекопитающих. Блоха *F. frontalis* известна как паразит птиц, устраивающих гнезда в норах и на поверхности земли. Среди ее хозяев указывают 19 видов 13 родов из семи семейств воробьинообразных. В частности, это полевой (*Alauda arvensis* L., 1758) и малый (*Calandrella cinerea* (J.F. Gmelin, 1789)) жаворонки (Alaudidae), тибетская ложносойка (*Pseudopodoces humilis* (Hume, 1871)) и альпийская галка (*Pyrrhocorax graculus* (L., 1766)) (Corvidae); луговой конек (*Anthus pratensis* (L., 1758)) (Motacillidae); скворцы рода *Sturnus* (2) (Sturnidae); снежные выюрки рода *Montifringilla* (2) и домовый воробей (Passeridae); обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus* (L., 1758)) и ряд видов каменок рода *Oenanthe* (4) (Turdidae); а также большеклювый зуек (*Charadrius leschenaultii* (Lesson, 1826)) (Charadriidae).

Кроме того, блохи *F. frontalis* были собраны с представителей ряда видов пищуховых рода *Ochotona* (3), а также 20 видов 11 родов из трех семейств грызунов. Так, они были собраны с хомяковых – горной серебристой полевки (*Alticola argentatus* (Severtzov, 1879)), обыкновенной слепушонки, полевки Брандта, узкочерепной полевки, джунгарского хомячка и трех видов рода *Cricetulus*; с тушканчиковых –

тушканчика-прыгуна и мохноногого тушканчика; с беличьих – тонкопалого суслика (*Spermophilopsis leptodactylus* (Lichtenstein, 1823)), а также ряда видов родов *Marmota* (5) и *Spermophilus* (3). Блох также снимали с куных – солонгоя (*Mustela altaica* Pallas, 1811).

Ареалы подвигов *F. frontalis* следующие: *F. f. alatau* – от Кавказа до Тянь-Шаня; *F. f. baikal* – Тянь-Шань, Алтай, Монгольский и Гобийский Алтай, Тува, Хангайско-Хэнтэйский горный район, Прибайкалье и Забайкалье; *F. f. dubiosa* Ioff, 1946 – Центральный Тянь-Шань и Восточная Монголия; *F. f. gud* – центральная часть Большого Кавказа.

Инфицированность возбудителем чумы: *F. f. baikal* в Тувинском и Горно-Алтайском природных очагах чумы считается второстепенным переносчиком чумы. В Горном Алтае с 1961 по 2013 г. от этого подвида получено девять изолятов возбудителя (Балахонов и др., 2014), в Туве с 1964 по 2017 г. выделено 11 штаммов (Балахонов и др., 2019). Единичные культуры возбудителя чумы от этой блохи изолированы в очагах чумы Монголии (Bologmaa et al., 2010). В Таджикистане, в Гиссарском природном очаге чумы, имеется единственный случай обнаружения инфицированной чумой блохи *F. frontalis* (Слудский и др., 2003). Учитывая место находки, эту блоху относили к подвиду *F. f. alatau*. О случаях обнаружения инфицированных чумой блох других подвигов этого вида в литературе сведений не найдено.

В экспериментальных работах по передаче возбудителя чумы в опытах использовано 920 блох подвида *F. f. baikal*. При периодических подкормках на белых мышах зарегистрировано 0.7%, при постоянном содержании – 4.0% особей с блоком преджелудка. Мыши, на которых кормили единичных блокированных блох, погибали в 7.8–28.6%, при групповых подкормках насекомых – в 14–16.7% случаев (Воронова, 1984).

В других экспериментах по передаче чумного микроба блохой *F. f. alatau* (Шевченко и др., 1976) использовали 737 молодых имаго, выплотившихся из гнезд каменки-пласуны. Подкормки осуществляли на гребенчиковых и полуденных песчанках, белых мышах и малых сусликах. Всего выполнено 8 опытов. В 10 случаях обнаружено формирование блока преджелудка. Блоки регистрировались с 12 до 183 сут после заражающего кормления. Отмечена передача чумного микроба с гибелью подопытных животных. Таким образом, этот подвид проявил себя как достаточно эффективный переносчик возбудителя чумы, способный хранить патоген в течение длительного периода времени.

Инфицированность возбудителем чумы: единственная зараженная чумой блоха *F. f. alatau* найдена в Таджикистане – в Гиссарском природном очаге чумы (Слудский и др., 2003).

F. (O.) laeta Jordan et Rothschild, 1920

Тип ареала: Европейский. Ареал: Европа, Кавказ.

Хозяева: городская и скальная (*Ptyoprogne rupestris* (Scopoli, 1769)) ласточки. Кроме того, *F. laeta* обнаружен на домовом воробье.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (O.) lapponica (Nordberg, 1935)

Тип ареала: Европейско-Сибирско-Центральноазиатский. Ареал: Северная Европа, Сибирь, Дальний Восток.

Хозяева: береговая ласточка. Кроме того, блохи этого вида были собраны с белой трясогузки (*Motacilla alba* (L., 1758)) (Motacillidae) и монгольского снежного вьюрка (*Pyrgilauda davidiana* (Verreaux, 1871)) (Passeridae).

Ареалы подвидов *F. lapponica* следующие: *F. l. lapponica* – Европа и Сибирь западнее Алтая; *F. l. prior* Scalon, 1965 – Сибирь к востоку от Алтая, Дальний Восток.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (O.) setigera Smit, 1964

Тип ареала: Восточноазиатский. Ареал: юг Дальнего Востока.

Хозяева: паразит городской ласточки и восточного воронка (*Delichon dasypus* Bonaparte, 1850). Кроме того, блохи вида были собраны с даурской ласточки.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

ОБСУЖДЕНИЕ

На территории России и сопредельных стран бывшего СССР известны 45 природных очагов чумы (Природные очаги ..., 2004; Кадастр ..., 2016). Из них в 12 очагах блохи рода *Frontopsylla* в той или иной степени принимают участие в циркуляции возбудителя чумы.

Роль представителей этого рода в поддержании энзоотии чумы в очагах разного типа неодинакова. На территории России известно восемь очагов сусликового типа (Прикаспийский степной, Дагестанский равнинно-предгорный, Волго-Уральский степной, Зауральский степной (Урало-Уилский степной), Центрально-Кавказский, Терско-Сунженский низкогорный, Тувинский и Забайкальский). В первых четырех очагах отмечено спорадическое вовлечение в эпизоотии блохи *F. semura*. Следует отметить, что выделение культур возбудителя чумы от этого вида во всех упомянутых очагах единично и данная блоха, по всей видимости, во всех случаях играет роль лишь случайного переносчика. В Центрально-Кавказском высокогорном очаге чумы в эпизоотическом процессе в качестве случайного переносчика тоже может участвовать блоха *F. semura*. В Тувинском природном очаге чумы изоляты чумного микроба выделялись от пяти видов: *F. elatoides*, *F. hetera*, *F. frontalis*, *F. elata* и *F. wagneri*. В эпизоотическом процессе три первых вида участвуют в качестве второстепенных или дополнительных переносчиков, остальные два рассматриваются как случайные переносчики (Балахонов и др., 2019). В Забайкальском степном очаге чумы блоха *F. luculenta luculenta* играет роль второстепенного переносчика инфекции (Вершинин, 1993).

На территории стран бывшего СССР насчитывается 25 природных очагов чумы, в которых основными носителями являются песчанки. Среди них только в двух очагах (Прикаспийском песчаном и Волго-Уральском песчаном), где в эпизоотический процесс спорадически включается малый суслик, в число случайных переносчиков входит *F. semura*. В остальных природных очагах песчаночьего типа блохи рода *Frontopsylla* из-за крайне низкой их численности никакого значения в энзоотии чумы, по-видимому, не имеют. Так, среди 102492 экз. блох, собранных с больших (*Rhombomys*

opimus (Lichtenstein, 1823)) и краснохвостых песчанок (*Meriones libycus* Lichtenstein, 1823) в Туркмении в 1953–1955 г., представители этого рода полностью отсутствовали (Микулин и др., 1960). При раскопках нор большой песчанки в Приаральских Каракумах в 1963 и 1965 г. собрана 31621 блоха, среди которых не было найдено ни одного экземпляра блох *Frontopsylla* (Наумов и др., 1972).

Участие блох этого рода отмечено во всех пяти природных очагах полевоочье-го типа. Так, в Гюмрийском, Присеванском, Зангезуро-Карабахском и Восточно-Кавказском высокогорных природных очагах чумы, имеющих основного носителя – обыкновенную полевку, в эпизоотический процесс активно вовлекаются блохи *F. elata caucasica*. В Гиссарском высокогорном очаге, где основной носитель памирская (арчовая) полевка (*Neodon juldaschi* (Severtzov, 1879)), наряду с блохой *Amphipsylla phaiomidis*, одним из двух основных переносчиков чумы в очаге считается *Frontopsylla g. glabra*. От *F. elata glabra* с 1970 по 1991 г. в очаге получен 201 штамм возбудителя чумы (34% всех штаммов от блох), тогда как от *Amphipsylla phaiomidis* изолирована 181 культура (30%) (Природные очаги ..., 2004).

И, наконец, в двух природных очагах чумы, отнесенных в вышеупомянутых сводках к очагам смешанного типа (Горно-Алтайский и Джунгарский высокогорные очаги), блохи рода *Frontopsylla* sporadически принимают участие в эпизоотическом процессе в качестве дополнительных, второстепенных или случайных переносчиков. В Горном Алтае с 1961 по 2013 г. естественная зараженность чумой отмечена у трех видов блох из рода *Frontopsylla*. Так, от блох *F. hetera* в очаге было изолировано 89 штаммов чумного микроба (4.5% от всех штаммов, выделенных в очаге от блох); от блох *F. frontalis baikal* получено девять культур возбудителя чумы (0.5%); и от блох *F. elata elata* выделено два изолята данного патогена (Балахонов и др., 2013). В Джунгарском природном очаге чумы в эпизоотическом процессе принимает участие *F. elata* (Кадастр ..., 2016).

В странах Ближнего Востока и Передней Азии описаны семь природных очагов чумы (Каримова, Неронов, 2007). В пяти из них основными носителями являются песчанки, в Афгано-Пакистанском и Гиндукушском высокогорном, вероятно, основным носителем выступает красный сурок (*Marmota caudata* (Geoffroy, 1844)). В доступных литературных источниках для данной территории не приведены сведения об участии в эпизоотиях чумы блох рассматриваемого рода.

В Китае в очаге Ксилингольских равнин основным носителем чумы является полевка Бранда, а *Frontopsylla luculenta* наряду с блохами *Amphipsylla primaris* и *Neopsylla pleskei orientalis* – основными переносчиками. В Южно-Маньчжурском очаге (основной носитель – даурский суслик, основной переносчик – *Citellophilus tesquorum*) блоха *F. luculenta* рассматривается как второстепенный переносчик (The Atlas..., 2000). В очаге чумы Внутренней Монголии (Эрлянский), где основным носителем является когтистая, или монгольская, песчанка, основными переносчиками считаются блохи *Xenopsylla conformis*, *Nosopsyllus laeviceps* и *Neopsylla pleskei*. Здесь, в период с 2000 по 2011 г., исследовано 96411 блох, сгруппированных в 24040 посевов. При этом было получено 533 позитивных посева (2.2%), среди них единичные культуры чумного микроба изолированы от блох *Frontopsylla luculenta* (Li et al., 2013).

В Восточно-Тянь-Шанском природном очаге чумы основным носителем патогена является длиннохвостый суслик, а блоха *F. elatoides* – второстепенным переносчиком; в Ганьсу-Шенсийском очаге основной носитель – алашанский суслик, *F. elata* – также второстепенный (The Atlas ..., 2000).

Таким образом, среди 21 природного очага чумы в Китае виды рода *Frontopsylla* принимают то или иное участие в циркуляции возбудителя чумы в пяти (23.8%). При этом только в одном из них блохи этого рода входят в состав пула основных переносчиков инфекции.

В большинстве природных очагов чумы в Монголии основным носителем выступает тарбаган. Кроме того, здесь имеются очаги чумы, связанные с монгольской пищухой, монгольской песчанкой и полевкой Брандта (Адъясурэн и др., 2014; Вержуцкий, Адъясурэн, 2019). На этой территории выявлена естественная зараженность чумой у 28 видов блох, среди которых указываются и четыре вида рода *Frontopsylla*: *F. frontalis baikal*, *F. hetera*, *F. elata* и *F. luculenta* (Бавасан, 1974; Bolormaa et al., 2010). От всех перечисленных видов изолированы лишь единичные культуры возбудителя, что, несомненно, указывает на случайность вовлечения представителей этого рода в эпизоотии или их второстепенное участие в поддержании энзоотии чумы.

Среди блох, обнаруженных инфицированными чумой в естественных условиях Палеарктики, указывалось 14 видов и подвидов рода *Frontopsylla* (Каримова, Неронов, 2007). По разным оценкам других авторов естественная зараженность наблюдалась у 15 видов и подвидов (Гончаров и др., 2013) или у 12 видов (Dubianskiy, Yeszhanov, 2016) этого рода. Согласно результатам нашего анализа доступных данных, можно утверждать, что в эпизоотический процесс в природных очагах чумы мира вовлекаются 11 видов и подвидов блох рода *Frontopsylla*.

Изучение эффективности блох этого рода как переносчиков чумной инфекции в экспериментальных условиях проводилось в очень ограниченном количестве опытов и касалось только немногих видов. Так, в некоторых публикациях (Бибикова, Классовский, 1974) упоминается лишь о *F. s. caucasica* (как не способного к образованию блока и передаче инфекции) и *F. frontalis* (у которых в эксперименте часто возникал блок преджелудка). В более полной и подробной сводке Ващенко (1984) в таблице приложения даются обобщенные материалы по блокированию, эффективности переноса и продолжительности сохранения возбудителя чумы в блохах 72 видов и подвидов. Среди блох рассматриваемого рода, в таблице приведены данные по *F. elatoides*, *F. hetera* и *F. elata caucasica*, без упоминания о *F. frontalis*. Однако особенности взаимодействия *F. frontalis* с чумным патогеном были рассмотрены в других публикациях (Шевченко и др., 1976; Воронова, 1984). В целом, по результатам экспериментальных работ, можно заключить, что блохи рассматриваемого рода могут участвовать в эпизоотическом процессе при чуме, но их роль следует оценивать как незначительную (Ващенко, 1999; Воронова, Базанова, 2004; Базанова, Вержуцкий, 2009). Тем не менее, учитывая выявленное резкое нарастание векторной способности по передаче возбудителя чумы у всех изученных видов блох в сибирских природных очагах этой инфекции (Вержуцкий и др., 2018), следует ожидать, что данное явление может привести и к росту эффективности передачи чумного микроба блохами рода *Frontopsylla*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 19-04-00759) и частично Государственной темы «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. Регистрационный номер: АААА-А19-119020790133-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адьяасурэн З., Цэрэнноров Д., Мягмар Ж., Ганхуяг Ц., Отгонбаяр Д., Баяр Ц., Вержущий Д.Б., Ганболд Д., Балахонов С.В. 2014. Современная ситуация в природных очагах чумы Монголии. Дальневосточный журнал инфекционной патологии 25: 22–25. [Adyasuren Z., Tserennorov D., Myagmar ZH., Gankhuyag C., Otgonbayar D., Bayar C., Verzhutsky D.B., Ganbold D., Balakhonov S.V. 2014. Sovremennaya situatsiya v prirodnykh ochagakh chumy Mongolii. Dal'nevostochnyj zhurn. infekc. patologii 25: 22–25. (In Russian)]
- Бавасан А. 1974. Эпизоотологическое значение блох грызунов и зайцеобразных в чумных очагах Монголии. Доклады Иркутского противочумного ин-та 10: 200–202. [Bavasan A. 1974. Ehpizootologicheskoe znachenie blokh gryzunov i zajceobraznykh v chumnykh ochagakh Mongolii. Doklady Irkutskogo protivochumnogo in-ta 10: 200–202. (In Russian)]
- Базанова Л.П., Вержущий Д.Б. 2009. Эпизоотологическое значение блох (Siphonaptera) в Тувинском природном очаге чумы (обзор). Байкальский зоол. журнал 3: 13–22. [Bazanova L.P., Verzhutsky D.B. 2009. Ehpizootologicheskoe znachenie blokh (Siphonaptera) v Tuvinskom prirodnom ochage chumy (obzor). Bajkal'skij zool. zhurnal 3: 13–22. (In Russian)]
- Базанова Л.П., Климов В.Т. 1990. Взаимоотношения блох монгольской пищухи Тувы с возбудителем чумы основного и алтайского подвидов. Успехи мед. энтомол. и акарологии: Мат. X съезда ВЭО. Л., 3–4. [Bazanova L.P., Klimov V.T. 1990. Vzaimootnosheniya blokh mongol'skoj pishchukhi Tuvy s vozбудителем chumy osnovnogo i altajskogo podvidov. Uspekhi med. ehntomologii i akarologii: Mat. X s'ezda VEHO. SPb., 3–4. (In Russian)]
- Базанова Л.П., Климов В.Т. 2008. К оценке эпизоотологической роли блох длиннохвостого суслика. Мед. паразитология и паразитарные болезни 4: 55–59. [Bazanova L.P., Klimov V.T. K ocenke ehpizootologicheskoy roli blokh dlinnokhvostogo suslika. Med. parazitologiya i parazitarnye bolezni 4: 55–59. (In Russian)]
- Балахонов С.В., Корзун В.М., Вержущий Д.Б., Михайлов Е.П., Рождественский Е.Н., Денисов А.В. 2013. Первый случай выделения *Yersinia pestis* subsp. *pestis* в Алтайском горном природном очаге чумы. Сообщение 2. Вероятные пути и механизмы заноса возбудителя чумы основного подвида на территорию очага. Проблемы особо опасных инфекций 2: 5–10. [Balakhonov S.V. et al. 2013. Problemy osobo opasnykh infekzii 2 : 5–10]
- Балахонов С.В., Вержущий Д.Б., Холин А.В., Базанова Л.П., Климов В.Т., Косилко С.А., Окунев Л.П., Токмакова Е.Г., Шестопапов М.Ю., Галацевич Н.Ф., Акимова И.С., Салчак Л.К. 2019. Тувинский природный очаг чумы. Иркутск, Иркутский госуниверситет. 286 с. [Balakhonov S.V. et al. 2019. Tuva natural plague focus. Irkutsk, Irkutsk State University, 286 pp. (In Russian)]
- Балахонов С.В., Корзун В.М., Чипанин Е.В., Афанасьев М.В., Михайлов Е.П., Денисов А.В., Фомина Л.А., Ешелкин И.И., Машковский И.К., Мищенко А.И., Рождественский Е.Н., Ярыгина М.Б. 2014. Горно-Алтайский природный очаг чумы. Ретроспективный анализ, эпизоотологический мониторинг, современное состояние Новосибирск, Наука-Центр, 272 с. [Balakhonov S.V. et al. 2014. Gorno-Altai natural plague focus. Retrospective analysis, epizootological monitoring, current state. Novosibirsk, Science Center, 272 pp. (In Russian)]
- Бибикина В.А., Классовский Л.Н. 1974. Передача чумы блохами. М., Медицина. 188 с. [Bibikova V.A., Klassovskij L.N. 1974. Peredacha chumy blokhami. M., Medicina, 188 s. (In Russian)]
- Вашенко В.С. 1984. Блохи и возбудители бактериальных болезней человека и животных. Паразитологический сборник 32: 79–123. [Vashchenok V.S. 1988. Blohi i perenoschiki vozбудitelej boleznej cheloveka i zhivotnyh. L., Parazitologicheski sbornik, 32 : 79–123. (In Russian)]
- Вашенко В.С. 1999. Роль блох (Siphonaptera) в эпизоотологии чумы. Паразитология 33 (3) : 198–206. [Vashchenok V. S. 1999. Rol' blokh (Siphonaptera) v ehpizootologii chumy. Parazitologiya 33 (3): 198–206. (In Russian)]

- Вержущий Д.Б. 2012. Пространственная организация населения хозяина и его эктопаразитов. Saarbrucken, Palmarium Academic Publishing. 360 с. [Verzhutsky D.B. 2012. Prostranstvennaya organizatsiya naseleniya khozyaina i ego ehktoparazitov. Saarbrucken, Palmarium Academic Publishing, 360 pp. (In Russian)]
- Вержущий Д.Б., Адъясурэн З. 2019. Природные очаги чумы в Монголии: аннотированный список. Байкальский зоол. журнал 2 (25): 92–103. [Verzhutsky D.B., Ad'yasuren Z. 2019. Prirodnye ochagi chumy v Mongolii: annotirovannyj spisok. Bajkal'skij zool. zhurnal 2 (25): 92–103. (In Russian)]
- Вержущий Д.Б., Базанова Л.П., Токмакова Е.Г. 2018. Изменение векторной активности блох (Siphonaptera) в Сибирских природных очагах чумы. Паразитология 52 (2): 449–462. [Verzhutsky D.B., Bazanova L.P., Tokmakova E.G. 2018. Izmenenie vektornoj aktivnosti blokh (Siphonaptera) v Sibirskikh prirodnykh ochagakh chumy. Parazitologiya 52 (2): 449–462. (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. 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)]
- Вершинин Е.А. 1993. Экологические особенности блох даурского суслика в Забайкальском природном очаге чумы. Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 243 с. [Vershinin E.A. 1993. Ehkologicheskie osobennosti blokh daurskogo suslika v Zabajkal'skom prirodnom ochage chumy. Dis. ... kand. biol. nauk. Irkutsk, 243 s. (In Russian)]
- Воронова Г.А. 1984. Взаимоотношения возбудителя чумы с блохами грызунов и зайцеобразных в Тувинском природном очаге чумы. Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Саратов, 14 с. [Voronova G.A. 1984. Vzaimootnosheniya vozбудitelya chumy s blokhami gryzunov i zajceobraznykh v Tuvinском природном ochage chumy. Avtoref. dis. ... kand. med. nauk. Saratov, 14 s. (In Russian)]
- Воронова Г.А., Базанова Л.П. 2004. Значение блох (*Siphonaptera*) разных видов в поддержании эпизоотий чумы в сибирских природных очагах. Бюллетень ВСНЦ СО РАМН 2 (1): 58–65. [Voronova G.A., Bazanova L.P. 2004. Znachenie blokh (Siphonaptera) raznykh vidov v podderzhanii ehpozootij chumy v sibirskikh prirodnykh ochagakh. Byulleten' VSNC SO RAMN 2 (1): 58–65. (In Russian)]
- Голубинский Е.П., Жовтый И.Ф., Лемешева Л.Б. 1987. О чуме в Сибири. Иркутск, изд-во Иркутск. ун-та, 244 с. [Golubinskij E.P., Zhovtyj I.F., Lemesheva L.B. 1987. O chume v Sibiri. Irkutsk, izd-vo Irkutsk. un-ta, 244 s. (In Russian)]
- Гончаров А.И. 1981. Подразделение Leptopsyllidae Baker, 1905 и Ceratophyllidae Dampf, 1908 на подсемейства и трибы (Insecta, Siphonaptera). Паразитологический сборник 30: 85–96. [Goncharov A.I. Podrazdelenie Leptopsyllidae Baker, 1905 i Ceratophyllidae Dampf, 1908 na podsemeistva i triby (Insecta, Siphonaptera). Parazitologičeskij sbornik 30: 85–96. (In Russian)]
- Гончаров А.И. 1984. О таксономии блох – переносчиков чумы в полевых очагах. Современные аспекты профилактики зоонозных инфекций. Тезисы докладов к Всесоюзной научной конференции. Иркутск, 1: 66 – 67. [Goncharov A.I. O taksomii blokh – perenoschikov chumy v polevich'kh ochagakh. Sovremennye aspekty profilaktiki zoonoznykh infektsii. Tezisy dokladov k Vsesouznoi nauchnoi konferentsii. Irkutsk, 1: 66 – 67. (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' blokh 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 blokh, obnaryzhennykh zarazhennymi vozбудitelem chumy v estestvennykh usloviyakh. Stavropol', RIO IDNK, 34 s. (In Russian)]
- Жовтый И.Ф. 1969. Естественная зараженность кровососущих членистоногих возбудителем чумы в природных очагах этой инфекции в Сибири. Доклады Иркутского противочумного института 8: 253–258. [Zhovtyj I.F. 1969. Estestvennaya zarazhennost' krovososushchikh chlenistonogikh vozбудitelem chumy v prirodnykh ochagakh ehtoj infekcii v Sibiri. Doklady Irkutskogo protivochumnogo instituta 8: 253–258. (In Russian)]
- Ивченко Н.И., Климов В.Т., Бондаренко А.А., Елистратова Н.П., Лазарев Б.В., Феоктистов А.З. 1974. Сохранение возбудителя чумы в зимующих блохах в Горно-Алтайском природном очаге. Доклады Иркутского противочумного ин-та 10: 208–209. [Ivchenko N.I., Klimov V.T., Bondarenko A.A., Elistratova

- N.P., Lazarev B.V., Feoktistov A.Z. 1974. Sokhranenie vzbuditelya chумы v zimuyushchikh blokhakh v Gorno-Altajskom prirodnom ochage. Doklady Irkutskogo protivochumn. in-ta 10: 208–209. (In Russian)]
- Июф И.Г., Скалон О.И. 1954. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилегающих районов. М., Медгиз, 276 с. [Ioff I.G., Skalon O.I. 1954. Opredelitel' blokh Vostochnoj Sibiri, Dal'nego Vostoka i prilgayushchikh rajonov. M., Medgiz, 276 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. [Kadast'r ehpidemicheskikh i ehpozooticheskikh proyavlenij chумы 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 chумы Palearktiki. M., Nauka, 199 s. (In Russian)]
- Котти Б.К., Жильцова М.В. 2019. Значение блох (Siphonaptera) в природных очагах чумы. Паразитология 53 (6): 504–514. [Kotti B.K., Zhilzova M.V. The signficance of fleas (Siphonaptera) in the natural plague foci. Parazitologiya 53 (6): 504–514. (In Russan)]
- Лабунец Н.Ф., Осипова С.П., Дегтярева Л.В. 1987. Экспериментальное изучение активности блох *Frontopsylla caucasica* из высокогорного Дагестана как переносчиков чумы. Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, 334–336. [Labunec N.F., Osipova S.P., Degtyareva L.V. 1987. Ehksperimental'noe izuchenie aktivnosti blokh *Frontopsylla caucasica* iz vysokogornogo Dagestana kak perenoschikov chумы. Osobo opasnye infekcii na Kavkaze. Stavropol', 334–336. (In Russian)]
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). Паразитология 53 (4) : 267–282. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B. 2020. Diversity of Fleas, Vectors of Plague Pathogens: the Flea *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). Entomological Review 100 (1) : 45–57.]
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К. 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. (In English)]
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К. 2021. Разнообразие переносчиков чумы: блохи рода *Neopsylla* Wagner, 1903 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). Паразитология 55 (3) : 179–203. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2021. Diversity of Plague Vectors: Fleas of the Genus *Neopsylla* Wagner, 1903 (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae) Entomological Review 101 (5): 1–15.]
- Медведев С.Г., Котти Б.К. 1992. Классификация сем. Leptopsyllidae (Siphonaptera) / С.Г. Медведев, Б.К. Котти. Паразитология 26(3): 483 – 496. [Medvedev S.G., Kotti B.K. Classification of the family Leptopsyllidae (Siphonaptera) Parazitologiya 26 (3): 483–496 (In Russian)]
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Паразитология 53 (3) : 179–197. [Medvedev S.G., Kotti B.K., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of Fleas (Siphonaptera), Vectors of Plague Pathogens: the Flea *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), a Parasite of Ground Squirrels of the Genus *Spermophilus*. Entomological Review 99 (5) : 565–579. (In English)]
- Микулин М.А., Загннбородова Е.Н., Зайцева В.И., Бахаева А.В. 1960. Зараженность блох песчанок чумой во время эпизоотии в 1953–1955 гг. в Западной Туркмении. Вопросы природной очаговости и эпизоотологии чумы в Туркмении. Ашхабад, 22–49. [Mikulin M.A., Zagniborodova E.N., Zajceva V.I., Bakhaeva A.V. 1960. Zarazhennost' blokh peschanok chумой vo vremya ehpozootii v 1953–1955 gg. v Zapadnoj Turkmenii. Voprosy prirodnoj ochagovosti i ehpozootologii chумы v Turkmenii. Ashkhabad, 22–49. (In Russian)]
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., Дмитриев П.П., Смирин В.М. 1972. Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. М., МГУ. 406 с. [Naumov N.P., Lobachev V.S., Dmitriev P.P., Smirin V.M. 1972. Prirodnyj ochag chумы v Priaral'skikh Karakumakh. M., MGU. 406 s. (In Russian)]
- Никитин А.Я., Марамович А.С., Базанова Л.П., Окунев Л.П., Косилко С.А., Иннокентьева Т.И., Воронова Г.А. 2009. Эпизоотологическая характеристика природных очагов чумы Китая (обзор литературы). Медицинская паразитология и паразитарные болезни 1 : 51–58. [Nikitin A.YA., Maramovich A.S., Bazanova L.P., Okunev L.P., Kosilko S.A., Innokent'eva T.I., Voronova G.A. 2009. Ehpozootologicheskaya kharakteristika prirodnykh ochagov chумы Kitaya (obzor literatury). Medicinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni 1 : 51–58. (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 chumy Kavkaza, Prikaspiya, Srednej Azii i Sibiri. 2004. Pod red. G.G. Onishchenko, V.V. Kutyreva. M., Medicina, 192 s. (In Russian)]
- Слудский А.А., Дерлядко К.И., Головкин Э.Н., Агеев В.С. 2003. Гиссарский природный очаг чумы. Саратов, Саратовский ун-т, 248 с. [Sludskij A.A., Derlyadko K.I., Golovko E.N., Ageev V.S. 2003. Gissarskij prirodnyj ochag chumy. Saratov, Saratovskij un-t, 248 s. (In Russian)]
- Феокистов А.З., Даниленко А.Ф., Юзвик Л.Н., Шведко Л.П. 1974. Эффективность массовых видов блох Забайкалья как переносчиков чумы. Доклады Иркутского противочумн. ин-та 10 : 206–208. [Feoktistov A.Z., Danilenko A.F., Yuzvik L.N., Shvedko L.P. 1974. Ehffektivnost' massovykh vidov blokh Zabajkal'ya kak perenoschikov chumy. Doklady Irkutskogo protivochumn. in-ta 10 : 206–208. (In Russian)]
- Шевченко В.Л., Гражданов А.К., Жаринова Л.К., Андреева Т.А. 1976. О способности птичьих блох *Frontopsylla frontalis alatau* Fed., 1946 заражать грызунов чумой. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 1 : 49–52. [Shevchenko V.L., Grazhdanov A.K., Zharinova L.K., Andreeva T.A. 1976. O sposobnosti ptich'ikh blokh *Frontopsylla frontalis alatau* Fed., 1946 zarazhat' gryzunov chumoj. Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni 1 : 49–52. (In Russian)]
- Якуба В.Н., Маевский М.П., Лазарева Л.А., Климов В.Т., Машковский И.К., Иннокентьева Т.И., Бондаренко А.А. 1978. Эпизоотологическое значение блох *Frontopsylla hetera* в Горно-Алтайском природном очаге чумы (Siphonaptera). Паразитология 12 (1) : 27–30. [Yakuba V.N., Maevskij M.P., Lazareva L.A., Klimov V.T., Mashkovskij I.K., Innokent'eva T.I., Bondarenko A.A. 1978. Ehpizootologicheskoe znachenie blokh *Frontopsylla hetera* v Gorno-Altajskom prirodnom ochage chumy (Siphonaptera). Parazitologiya 12 (1) : 27–30. (In Russian)]
- Bolormaa G., Undraa B., Baigalma M., Otgonbaatar D. 2010. Plague in Mongolia. Vector-Borne and Zoonotic Diseases 10 (1) : 69–75.
- Dubyanskiy V.M., Yeszhanov A.B. 2016. Ecology of *Yersinia pestis* and the Epidemiology of Plague. In: *Yersinia pestis: Retrospective and Perspective*. Ed. Ruifu Yang, Andrey Anisimov. Advances in Experimental Medicine and Biology 918 : 101–170.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1971. Genus *Frontopsylla*. An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum. Vol. 5. Leptopsyllidae and Ancistropsyllidae. London, 308–378.
- Lewis R. E. 1974. Notes on the geographical distribution and host preferences in the order Siphonaptera. Part 5. Ancistropsyllidae, Chimaeropsyllidae, Ischnopsyllidae, Leptopsyllidae and Macropsyllidae. J. Med. Entomol. 11 (5) : 525–540.
- Li B.-R., Shi G., Liu J. 2013. Analysis of current situation of plague vectors in *Meriones unguiculatus* plague foci on Inner Mongolian Plateau. Chinese Journal of Vector Biology and Control 24 (3) : 249–250 (in Chinese).
- The Atlas of Plague and Its Environment in the People's Republic of China. 2000. Beijing, Science Press, 221 pp.
- Zhu Q., Hastriter M.W., Whiting M.F., Dittmar K. 2015. Molecular phylogenetics and evolution. Molecular Phylogenetics and Evolution 90: 129–139.

DIVERSITY OF PLAGUE VECTORS:
FLEAS OF THE GENUS *FRONTOPSYLLA* WAGNER ET IOFF, 1926
(SIPHONAPTERA, LEPTOPSYLLIDAE)

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

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

SUMMARY

Taxonomic diversity and peculiarities of distribution and host-parasite relations of fleas of the Palearctic genus *Frontopsylla* (Leptopsyllidae, Paradoxopsyllinae) are analyzed in the present review. The role of separate representatives of this genus as pathogen vectors and reservoirs in natural plague foci of Eurasia is observed. It is demonstrated that 11 out of 36 flea species of the genus *Frontopsylla* are marked as main, secondary, or occasional vectors of this infection.

УДК 576.895.42:595.421:578.4

**АКТИВНОСТЬ ГЕМИПОПУЛЯЦИЙ ИМАГО ТАЁЖНОГО КЛЕЩА
(*Ixodes persulcatus* SCHULZE, 1930)
В СОЧЕТАННЫХ ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ
КЛЕЩЕВОГО ЭНЦЕФАЛИТА И ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕВЫХ
БОРРЕЛИОЗОВ ЮЖНОГО ПРИБАЙКАЛЬЯ**

© 2021 г. О. В. Мельникова^{а,*}, Е. А. Вершинин^а, В. М. Корзун^а,
Ю. А. Вержуцкая^а, Н. В. Яковчиц^а, Р. В. Адельшин^{а,б},
Ю. Н. Трушина^а, К. В. Лопатовская^а, Е. И. Андаев^а

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

^б ФГБОУ ВО Иркутский государственный университет,
ул. К. Маркса, 1, Иркутск, 664003 Россия

*e-mail: melnikovaovit@gmail.com

Поступила в редакцию 19.03.2021 г.

После доработки 27.09.2021 г.

Принята к публикации 06.10.2021 г.

Приведены результаты многолетнего (2005–2020 гг.) мониторинга сочетанных природных очагов клещевого энцефалита (КЭ) и иксодовых клещевых боррелиозов в южном Прибайкалье на нескольких географически изолированных участках. Показана высокая степень неоднородности обследованной территории по уровню обилия имаго *Ixodes persulcatus*, их зараженности вирусом КЭ и боррелиями. Выявлены существенные различия между изученными участками по патогенности переносчиков, содержащих маркеры вируса КЭ, для лабораторных животных. Показано наличие прямой связи между численностью переносчика и обнаружением антигена вируса КЭ, а также числом вирусных изолятов. Инцидентность КЭ на обследуемой территории также коррелировала с вирусофорностью по результатам иммуноферментного анализа и с успешностью изоляции на теплокровных животных. Выявление маркеров боррелий в ПЦР было выше в случае высокой численности переносчиков, но число заболеваний на обследуемой территории не зависело ни от численности клещей, ни от их боррелиефорности.

Ключевые слова: таёжный клещ *Ixodes persulcatus*, численность, вирус клещевого энцефалита (ВКЭ), боррелии, вирусофорность, боррелиефорность, изоляты ВКЭ, Прибайкалье

DOI: 10.31857/S0031184721060041

Клещевой энцефалит (КЭ) и иксодовые клещевые боррелиозы (ИКБ) – самые распространенные трансмиссивные природноочаговые инфекции умеренного пояса Евразии, представляющие большую проблему здравоохранения и наносящие значи-

тельный экономический ущерб. В азиатской части России основным резервуаром и переносчиком патогенных агентов этих болезней – вируса клещевого энцефалита (ВКЭ) и нескольких видов патогенных боррелий – является таёжный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930. Уровень заболеваемости КЭ и ИКБ не зависит напрямую от численности основного переносчика ввиду сложности сочетания факторов (как природных, так и социальных), и это сочетание обеспечивает своеобразие эпидемической обстановки даже на рядом расположенных территориях (Якименко и др., 2019). Тем не менее непереносимыми условиями эффективной профилактики инфекций, передаваемых клещами, являются определение динамики численности переносчика во времени и в пространстве и степени риска подвергнуться нападению клещей в местах их обитания (Daniel et al., 2006). Структура популяций таёжного клеща отличается исключительной сложностью. Одна генерация включает четыре фазы развития (яйцо, личинка, нимфа, взрослые самки и самцы), и каждая фаза образует отдельную гемипопуляцию, занимающую свою микросреду обитания. Обилие подстерегающих голодных клещей в экосистеме определяется балансом между пополнением их популяции новыми особями и гибелью от различных причин (Osipova et al., 2017). При наличии условий для существования клещей и их прокормителей размер популяции *I. persulcatus* в значительной мере зависит от характера, сложности и расчлененности рельефа, степени развития гидросети, площади и расположения безлесных участков и некоторых других особенностей топографии местности (Коренберг, 1976). Как результат, численность таёжного клеща в каждом регионе отличается большой пестротой, и динамика его численности представляет собой сложный полициклический процесс, складывающийся из квазипериодических колебаний с периодами разной продолжительности (Коротков, 1998). Данчинова и соавт. (2004) выделяют в Прибайкалье три зоны с различным обилием клещей *I. persulcatus*: с высоким – Южное Присяянье, средним – Верхнеленские районы, низким – степи, открытые лесостепные участки, северные районы Иркутской области.

Цель данной работы – охарактеризовать активность гемипопуляций имаго таёжного клеща, его инфицированность возбудителями КЭ и ИКБ на нескольких географически изолированных участках южного Прибайкалья и оценить риск заражения человека данными нозоформами на этих участках.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа проводилась в 2005–2020 гг. на территории Иркутского, Слюдянского, Шелеховского, Баяндаевского и Эхирит-Булагатского районов Иркутской области, географически ограничиваясь 51.39°–52.98° N и 102.53°–106.17° E с высотами 459–943 м над ур. м. Наблюдениями, с различной степенью регулярности, было охвачено более 100 точек на семи участках (рис. 1, табл. 1). Учетные маршруты прокладывали по лесным массивам, вдоль лесных троп и дорог разной степени использования, просек ЛЭП.

Клещей собирали с конца апреля по начало июля, на движущегося учетчика и стандартный флаг из фланелевой ткани 60×100 см (Таёжный клещ ..., 1985); оценку уровня численности производили в экземплярах на флаго-час (ф-ч). Среднегодовые и среднесезонные показатели обилия таёжного клеща рассчитывали по всем проведенным учётам на конкретном участке за период исследования. Иксодид определяли до вида по морфологическим признакам (Филиппова, 1977, 1997). Объем работы представлен в табл. 1.

Координаты мест сбора материала устанавливали с помощью спутникового навигатора GPSMAP 76CSx в системе глобального позиционирования. Для построения карты использовали наборы открытых геоданных OpenStreetMap (<https://mydata.biz>), natural earth (<https://www.naturalearthdata.com/>), HYDROsheds (<https://hydrosheds.org/>). Картографирование точек сбора материала по географическим координатам производили с использованием модульного расширения xyToPoint программы QGIS 2.18.28.

Собранных членистоногих во влажных бинтах доставляли живыми в лабораторию, где до исследования хранили в холодильной камере при температуре -20° . Имаго клещей анализировали индивидуально, приготавливая из них суспензию на физиологическом растворе (по 0.5 мл на одного клеща). Наличие антигена (АГ) ВКЭ выявляли иммуноферментным методом с помощью набора реагентов ИФА ТС АГ ВКЭ («Микроген», Томск) в соответствии с инструкцией производителя. В 2012 г. использовали Набор реагентов для выявления антигенов вируса клещевого энцефалита ЗАО Биосервис. Учет результатов проводили визуально и с помощью иммуноферментного анализатора IMARK BioRAD при длине волны 450 нм. Пробу считали положительной, если отношение величины её экстинкции к величине экстинкции нормального контроля было больше или равно 2.1. Выделение вируса проводили на новорожденных беспородных белых мышах (НБМ), по общепринятой методике (Вирусология, 1988). За животными наблюдали 21 день. Зверьков с клиническими проявлениями нейроинфекции умерщвляли, руководствуясь «Правилами лабораторной практики в Российской Федерации» (утверждены Приказом Министерства здравоохранения и социального развития Российской Федерации № 708н от 23.08.2010), и извлекали головной мозг для дальнейших исследований.

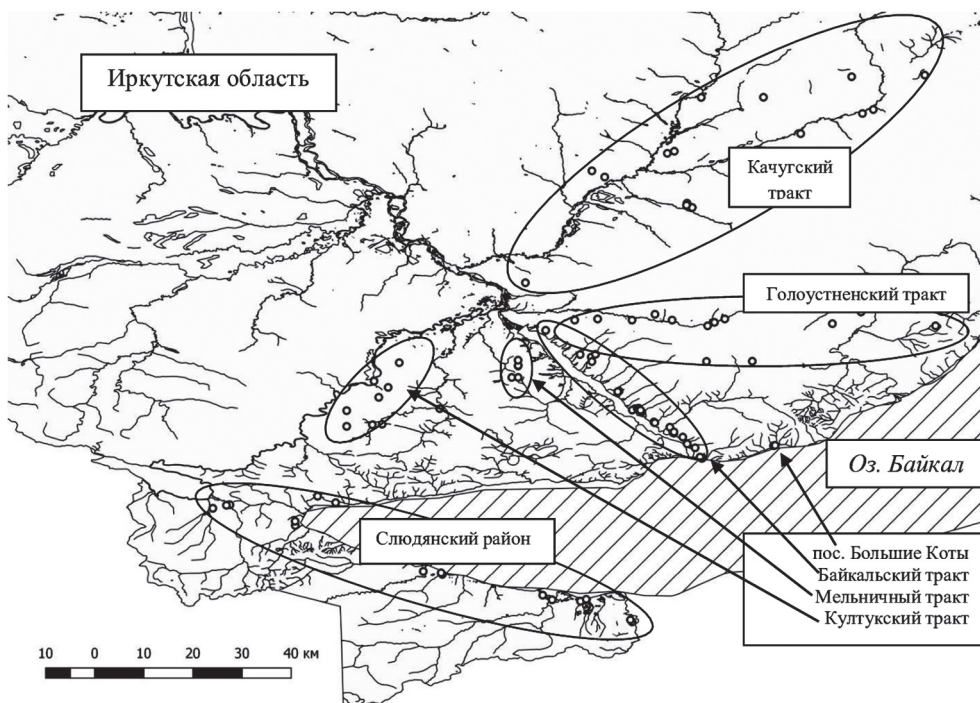


Рисунок 1. Места учётов и сбора иксодовых клещей.

Figure 1. Places of censuring and collecting of Ixodid ticks.

С 2013 г., кроме тестирования клещей на наличие АГ ВКЭ в ИФА, случайные выборки переносчиков с каждого участка исследовали в ПЦР. РНК/ДНК из клещевых и мозговых суспензий выделяли, используя комплект реагентов «РИБО-преп»; обратную транскрипцию проводили, используя комплект «РЕВЕРТА-L»; геномный материал ВКЭ и боррелий выявляли в ПЦР с помощью набора реагентов «АмплиСенс® TBEV, *B. burgdorferi* s. l., *A. phagocytophilum*, *E. chaffeensis*/*E. muris*-FL» (ФБУН ЦНИИ эпидемиологии Роспотребнадзора, Москва) в режиме реального времени на термоциклере C1000™ Bio-Rad CFX96™ (США).

Информация об инцидентности КЭ и ИКБ на обследуемой территории получена из пополняемых авторских баз данных¹, созданных на основе карт эпидемиологического расследования ФБУЗ Центра гигиены и эпидемиологии в Иркутской области.

Статистическую обработку результатов проводили общепринятыми методами вариационной статистики: критерий Стьюдента (*t*-критерий), регрессионный и корреляционный анализы, коэффициент вариации, критерий χ^2 (Закс, 1976); за статистически достоверный принимали уровень значимости $P < 0.05$. Расчеты проводили с помощью программы Microsoft Excel 2007.

Краткая ландшафтно-климатическая характеристика обследуемой территории

Южное Прибайкалье находится в природной зоне южной тайги и характеризуется резко континентальным климатом, а также значительной высотой территории над уровнем моря. Сложный горный рельеф создает разнообразные условия нагревания и охлаждения земной поверхности, обуславливает своеобразное распределение атмосферных осадков, ветрового режима и других явлений (<http://az-kozin.narod.ru/klimat.html>), что обеспечивает многообразие ландшафтов обследуемой территории. Анализ с помощью геоинформационных систем (ГИС) показал, что размах колебаний численности иксодид больше зависит от климата и растительного покрова, чем от факторов, связанных с хозяевами (Randolph, 2000). Рассмотрим ландшафтное разнообразие обследуемых участков.

Байкальский тракт располагается по правому берегу р. Ангары, соединяя г. Иркутск с пос. Листвянка на оз. Байкал. Голоустненский тракт проходит в юго-восточном направлении от областного центра до пос. Большое Голоустное на Байкале (рис. 1). Обе дороги пролегают по таёжным округам предгорий Приморского хребта, где широко представлены подгорные подтаёжные сосновые комплексы, с подлеском из рододендрона даурского (Ландшафты ..., 1977).

Пос. Большие Коты расположен в тайге у подножия Приморского хребта на побережье оз. Байкал; сухопутных дорог, ведущих к поселку, нет. Климат умеренно-холодный с отрицательной среднегодовой температурой. В иксодофауне преобладает таёжный клещ, чья численность невелика (табл. 1). Встречаются и клещи рода *Dermacentor*. Основой ландшафта являются склоновые травяные с подлеском из рододендрона даурского остепнённые горнотаёжные сосновые комплексы.

Качугский тракт пролегает в северо-восточном направлении от областного центра по территории, характеризующейся умеренно тёплым и недостаточно влажным климатом. Растительный покров представлен сложным сочетанием лесов, степей, лугов и болот. Около половины площади занимают горнотаёжные комплексы, представленные тёмнохвойными (из кедра и ели), светлохвойными (из сосны и лиственницы) и мелколиственными (из березы и осины) лесами. Многие участки значительно нарушены сельскохозяйственной деятельностью. На стыках ландшафтов здесь можно встретить одновременно иксодовых клещей трех родов – *Ixodes*, *Haemaphysalis* и *Dermacentor* (табл. 1).

¹ Свидетельства о государственной регистрации базы данных № 2013620219 и 2013620220; 2013 г.

Таблица 1. Участки наблюдения и объем проведенных исследований
Table 1. The sampling sites and amount of research

Участок	Годы наблюдений	Проведено учётов	Затрачено флаго-часов	Собрано клещей (экз.)				
				<i>Ixodes persulcatus</i> Schulze, 1930	<i>Dermacentor silvarum</i> Olenov, 1932	<i>D. nuttalli</i> Olenov, 1929	<i>Haemaphysalis concinna</i> Koch, 1844	<i>H. japonica douglasi</i> Nuttall et Warburton, 1915*
Байкальский тракт (автодорога 25К-011) Большие Коты	2005–2020	1504	466.7	21593	8	0	2	1
	2007–2013, 2017, 2019, 2020	42	30.1	375	9	0	0	0
Голоустненский тракт	2006, 2007, 2012–2020	247	107.9	3329	8	0	4	1
	2007, 2008, 2011, 2013–2016, 2020	162	93.2	852	12	71	439	2
Качутский тракт (автодорога Р-418)	2015–2020	75	48.0	2775	0	0	4	0
Култукский тракт (федеральная автодорога М-55)	2007–2009, 2011–2020	153	84.2	1539	0	0	1	0
Мельничный тракт	2011–2015, 2017–2019	190	96.4	2978	0	0	1	0
Слюдянский район		2373	926.5	33441	37	71	451	4
По всем участкам								

Примечание. Насколько нам известно, это первые находки данного вида в Восточной Сибири (Вершинин и др., 2014).

Култукский тракт соединяет Иркутск с оз. Байкал в южном направлении и проходит по долине рек Иркут и Олхи на Иркутско-Черемховской равнине в зоне горнотаёжных южносибирских (тёмнохвойных, кедрово-лиственничных и горнотаёжных сосновых) лесов с несколькими группами фаций, характерных для этих геомов (Ландшафты ..., 1977).

Мельничный тракт протекает по подтаёжным биотопам вдоль левого берега р. Ангара к юго-западу от областного центра. Преимущественные ландшафты – равнинные и днища котловин бруснично-разнотравные с кустарниковым подлеском.

Слюдянский район расположен на южном побережье Байкала. Район отличается от других большим увлажнением и большей теплообеспеченностью. Перепад высоты в 1800 м обуславливает эффект ландшафтной поясности с большим разнообразием ландшафтов, входящих в горнотаёжные южносибирские и Байкало-Джугджурские комплексы (Ландшафты ..., 1977). В иксофауне абсолютно доминирует *I. persulcatus* (табл. 1). Учеты клещей проводили у подножья хребта Хамар-Дабан, где преобладают следующие ландшафты: равнинные и днища котловин бруснично-разнотравные с кустарниковым подлеском; склоновые кедрово-пихтовые чернично-травяно-зеленомошные; долинные елово-пихтово-крупнотравные; склоновые сосново-лиственничные бруснично-разнотравные.

По всей обследуемой территории располагается большое количество рекреационных зон и в тёплый период года проходит множество туристических маршрутов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для получения общего представления о структуре размещения клещей на обследуемых участках мы, согласно предложенной ранее классификации (Коренберг и др., 2013, с. 114–115), построили гистограммы, отражающие относительную частоту (в процентах) показателей различных классов обилия таёжного клеща (от полного их отсутствия до 100 экз. на ф-ч и более) (рис. 2). Все классы численности представлены почти на каждом участке, кроме Качугского тракта, где учёты с максимальными показателями не зафиксированы, и Култукского, на котором клещи встречались на всех пройденных маршрутах. Несмотря на кажущееся сходство некоторых гистограмм (Байкальский и Голоустненский тракт, Мельничный тракт и Слюдянский район), сравнение распределений частот показателей обилия на всех участках наблюдения выявило высокую степень их неоднородности ($\chi^2 = 466.9$, $df = 36$. $P < 0.001$). Обилие имаго *I. persulcatus* варьировало по участкам, по годам и в течение сезона активности. Среднегодовое количество показателей относительной численности таёжного клеща на обследуемой территории, стандартное отклонение, интервалы и величина амплитуды колебаний численности (коэффициент вариации, CV) приведены в табл. 2. Судя по минимальной величине CV , достоверно отличающейся от таковой на всех остальных участках, наиболее стабильно состояние населения таёжного клеща на Култукском тракте. Там же отмечены максимальный показатель средней численности (55.9) и наибольшая доля учётов с численностью выше 100 экз. на ф-ч (14.7%). Наоборот, популяции *I. persulcatus* в окрестностях пос. Б. Коты и по Качугскому тракту наименее стабильны. Высокая достоверность этих различий подтверждается статистическими методами (табл. 3).

Более или менее продолжительные периоды непрерывных наблюдений для оценки динамики многолетней среднесезонной численности таёжного клеща имеются только по Байкальскому (16 лет), Мельничному (14 лет) и Голоустненскому (девять

лет) трактам. По этим же участкам имеются сведения о среднемноголетней сезонной активности переносчика. На рис. 3А показано, что флуктуации численности на Голоуственском направлении происходят чаще, чем на двух других, с периодом колебаний 2–3 года. Периодичность циклов численности населения клещей вдоль Байкальского и Мельничного трактов – 4–5 лет. Очевидная тенденция на повышение уровня обилия прослеживается лишь на Мельничном тракте (коэффициент регрессии равен 0.271 ± 0.1145 , $df = 13$, $P < 0.05$). Что касается сезонной активности (рис. 3Б), пик её на Мельничном тракте приходится на более ранние сроки, чем на двух других участках и наступает уже во второй декаде мая. На Байкальском тракте максимум сезонного обилия *I. persulcatus* приходится на первую декаду июня.

Таблица 2. Показатели среднемноголетней численности таёжного клеща и амплитуда колебаний его численности (*CV*) на обследуемой территории

Table. 2. The multi-year averages of *Ixodes persulcatus* abundance and coefficient of its variation (*CV*) on the territory under investigation

Участок	Средняя численность (на ф-ч)	Стандартное отклонение	Интервал	<i>CV</i>
Байкальский тракт	43.8 ± 1.16	44.6	392	101.9 ± 1.87
Большие Коты	15.7 ± 3.74	24.2	120	154.5 ± 16.86
Голоуспенский тракт	30.8 ± 2.21	34.7	286	112.8 ± 5.08
Качугский тракт	8.9 ± 1.05	13.2	66.2	142.3 ± 8.31
Култукский тракт	55.9 ± 4.04	35.0	147.1	62.6 ± 5.11
Мельничный тракт	19.7 ± 1.61	19.9	126.7	101.4 ± 5.79
Слюдянский район	28.6 ± 2.51	34.6	243.8	121.1 ± 6.21

Таблица 3. Различия амплитуды колебаний численности таёжного клеща на обследуемой территории

Table. 3. Coefficient of *Ixodes persulcatus* abundance variation on the territory under investigation

Сравниваемые участки	Значение <i>t</i>	df	Уровень значимости <i>P</i>
Култукский и Байкальский тракты	7.23	1555	< 0.001
Култукский тракт и Большие Коты	5.22	115	< 0.001
Култукский и Голоуспенский тракты	6.98	320	< 0.001
Култукский и Качугский тракты	8.78	232	< 0.001
Култукский и Мельничный тракты	5.02	226	< 0.001
Култукский тракт и Слюдянский район	7.27	263	< 0.001
Б. Коты и Голоуспенский тракт	2.37	287	< 0.05
Б. Коты и Качугский тракт	0.33	199	> 0.05
Б. Коты и Мельничный тракт	2.98	193	< 0.01
Б. Коты и Слюдянский район	1.86	230	> 0.05
Качугский и Мельничный тракты	4.63	310	< 0.001
Качугский тракт и Слюдянский район	2.62	347	< 0.01

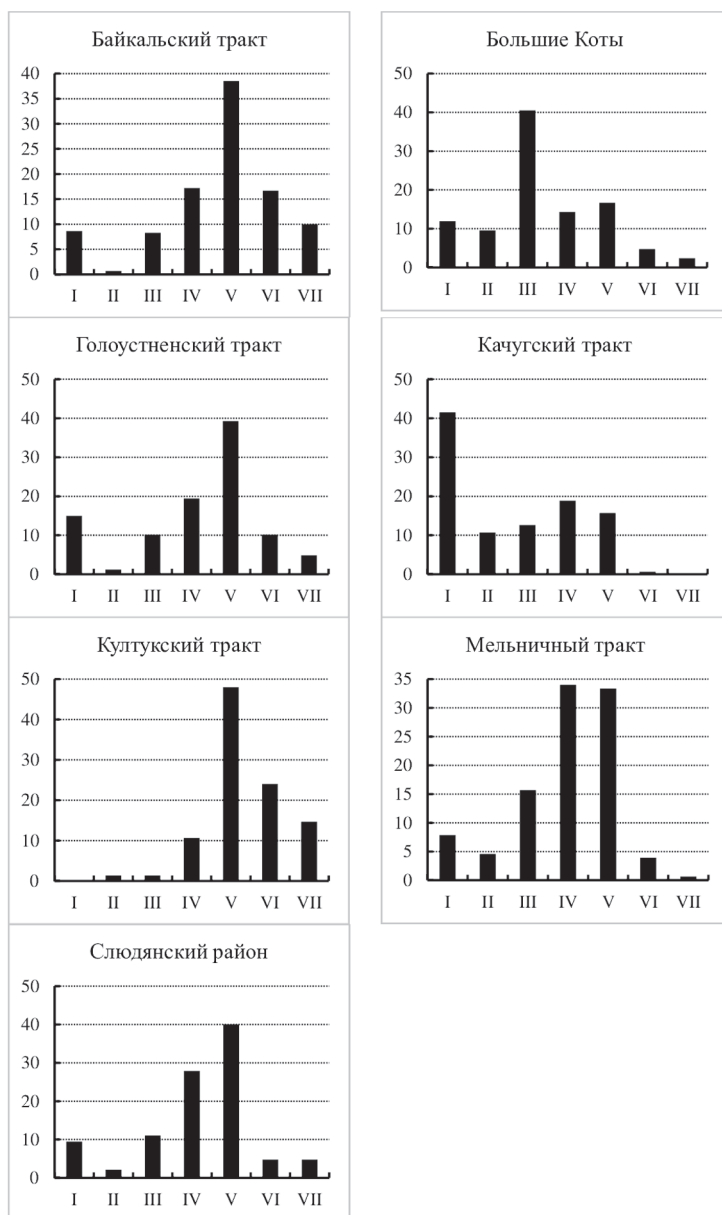


Рисунок 2. Вариационные ряды показателей обилия (на ф-ч) имаго *I. persulcatus* на обследуемых участках. По осям X – классы численности клещей: I – клещи отсутствуют, II – 1–2, III – 3–7, IV – 8–19, V – 20–59, VI – 60–99, VII – 100 и более. По осям Y – доля учетов (%) с данной численностью.

Figure 2. Variational series of the *I. persulcatus* imago abundance rates (specimen for 1 flag hour) on the patches under examination: X-axis – the ticks' abundance classes: I – lack of ticks, II – 1–2, III – 3–7, IV – 8–19, V – 20–59, VI – 60–99, VII – 100 and more. Y-axis – percentage of the censuses with that abundance.

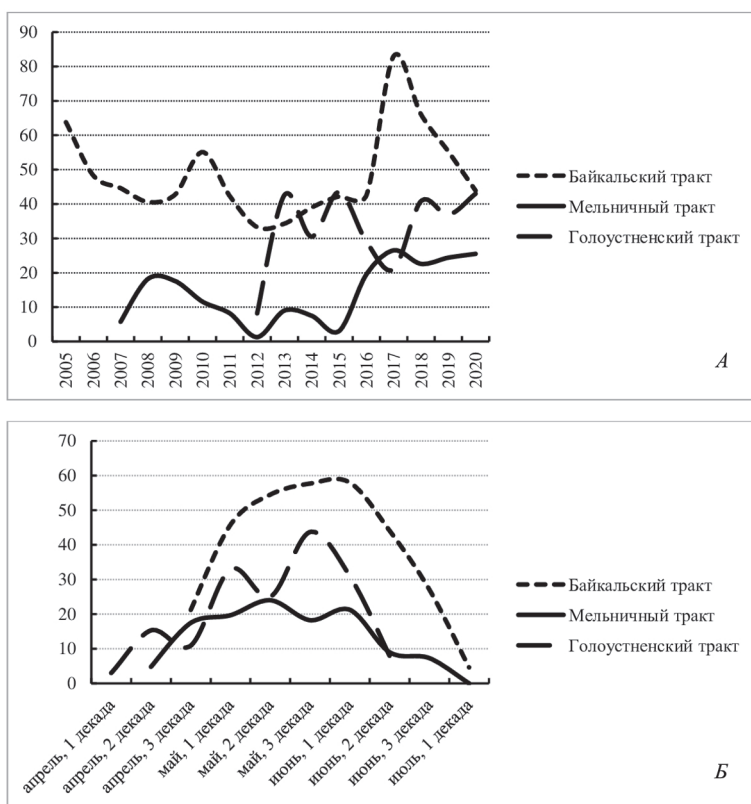


Рисунок 3. Многолетняя (А) и сезонная (Б) динамика численности таёжного клеща на территориях, прилегающих к Байкальскому, Голоустненскому и Мельничному трактам. По осям Y – численность (экз. на ф-ч), по оси X на рис. 3А – годы наблюдений, на рис. 3Б – декады сезонной активности клещей.

Figure 3. Multi-year (A) and seasonal (B) trends of the taiga tick abundance on the territories around the Baikalsky, Goloustnensky and Melnichny Highways. Y-axis – abundance rates (specimen for 1 flag hour), X-axis – Fig. 3A – years of the monitoring, Fig. 3B – decades of ticks seasonal activity.

Результаты обнаружения маркеров ВКЭ и ИКБ в исследованных клещах представлены в табл. 4. Поскольку на некоторых маршрутах, расположенных вдоль Качугского тракта, в зонах симпатрии обилие клещей *H. concinna* сопоставимо с таковым *I. persulcatus* (табл. 1) и есть вероятность наличия дополнительного переносчика, поиск патогенов проводили в обоих видах клещей. Средняя спонтанная зараженность иксодид ВКЭ на обследуемой территории составила 1.3% по результатам ИФА и 2.5% по результатам ПЦР, но эта разница существенна только по выборке в целом ($t = 3.8$, $df = 28785$, $P < 0.001$), Байкальскому тракту ($t = 2.3$, $df = 15849$, $P < 0.05$) и Слюдянскому району ($t = 2.8$, $df = 3228$, $P < 0.01$). Маркеры боррелий в среднем встречались у 40.1% исследованных клещей, более чем в 30 раз превышая показатель обнаружения АГ ВКЭ. Следует отметить, что 48.5% клещей с маркерами ВКЭ содержали одновременно маркеры боррелий.

Таблица 4. Результаты исследования клещей на маркеры вируса клещевого энцефалита и боррелий
Table. 4. The results of ticks examination for tick-borne encephalitis virus and *Borrelia burgdorferi* s. l. markers

Участок	Вид клещей	ИФА (на АГ ВКЭ)		ОТ-ПЦР (на РНК ВКЭ)		ПЦР (на ДНК боррелий)	
		Исследовано / из них положительных	$\bar{X} \pm m, \%$	Исследовано / из них положительных	$\bar{X} \pm m, \%$	Исследовано / из них положительных	$\bar{X} \pm m, \%$
Байкальский тракт	<i>I. persulcatus</i>	14847/234	1.6 ± 0.10	1004/28	2.8 ± 0.52	1071/485	45.3 ± 1.52
Большие Коты	<i>I. persulcatus</i>	214/0	0 ± 0.46	62/3	4.8 ± 2.73	62/36	58.1 ± 6.27
Голоустненский тракт	<i>I. persulcatus</i>	3083/50	1.6 ± 0.23	522/12	2.3 ± 0.66	393/182	46.3 ± 2.52
Качугский тракт	<i>I. persulcatus</i>	853/18	2.1 ± 0.49	151/5	3.3 ± 1.46	151/85	56.3 ± 4.04
	<i>H. concinna</i>	437/3	0.7 ± 0.39	205/2	1.0 ± 0.69	205/36	17.6 ± 2.66
Култукский тракт	<i>I. persulcatus</i>	1331/3	0.2 ± 0.13	280/3	1.1 ± 0.62	277/81	29.2 ± 2.73
Мельничный тракт	<i>I. persulcatus</i>	2244/15	0.8 ± 0.16	324/5	1.5 ± 0.69	324/110	34.0 ± 2.63
Слюдянский район	<i>I. persulcatus</i>	2933/23	0.8 ± 0.16	297/12	4.0 ± 1.14	299/101	33.8 ± 2.74
В целом по территории		25942/346	1.3 ± 0.07	2845/70	2.5 ± 0.29	2782/1116	40.1 ± 0.93

Имелись значимые различия в обнаружении патогенов в *I. persulcatus* с отдельных участков в сравнении со средним показателем по территории: АГ ВКЭ реже обнаруживали в суспензиях клещей из Б. Котов ($t = 2.9$, $df = 25717$, $P < 0.01$), с Култукского ($t = 3.6$, $df = 27745$, $P < 0.001$), Мельничного ($t = 7.5$, $df = 26834$, $P < 0.001$) трактов и из Слюдянского района ($t = 3.1$, $df = 28435$, $P < 0.01$). На Мельничном тракте реже, чем в среднем по обследованной территории, встречались также клещи с РНК ВКЭ ($t = 2.2$, $df = 2918$, $P < 0.05$) и маркерами боррелий ($t = 4.4$, $df = 2852$, $P < 0.001$). Значительно реже среднего показателя по Прибайкалью боррелии встречались в клещах с участков вдоль Култукского тракта и из Слюдянского района ($t = 2.8$, $df = 2899$, $P < 0.01$ и $t = 2.8$, $df = 2874$, $P < 0.01$ соответственно), а чаще – в переносчиках из Б. Котов и с Качугского тракта ($t = 2.5$, $df = 2637$, $P < 0.05$ и $t = 3.5$, $df = 2726$, $P < 0.001$ соответственно). Касательно видовых различий клещей по содержанию маркеров искомых патогенов, АГ ВКЭ и ДНК боррелий обнаруживали в суспензиях *I. persulcatus* гораздо чаще по сравнению с *H. concinna* ($t = 2.3$, $df = 640$, $P < 0.05$ в случае АГ ВКЭ и $t = 8.0$, $df = 408$, $P < 0.001$ в случае боррелий).

Из суспензий, показавших положительный результат на наличие АГ и/или РНК ВКЭ, изолировано на биологической модели (беспородные белые мыши) 69 штаммов ВКЭ. Успешность изоляции варьировала как по годам, так и по территории, и в среднем составила $19.6 \pm 0.50\%$ от числа суспензий с положительными маркерами ВКЭ. Доля изолятов с Байкальского тракта и из Слюдянского района была наиболее высокой (24.5 ± 2.82 и $20.7 \pm 7.52\%$), из клещей с Мельничного тракта за все годы исследований не удалось выделить ни одного штамма.

Доля жителей Иркутска, заразившихся КЭ и ИКБ на каждом из участков, от совокупного числа пациентов, пострадавших от присасывания клещей на обследуемой территории, показана на рис. 4. Обращает на себя внимание неравномерность распространённости случаев заболеваний: 44% заражения КЭ и 35% ИКБ приходится на местности, прилегающие к Байкальскому тракту. Меньше всего случаев заражений иркутян имело место в труднодоступных Б. Котах и достаточно отдалённом от областного центра Слюдянском районе. На участках, по которым имелись продолжительные периоды наблюдений, имелась тенденция к отрицательной связи многолетней динамики инцидентности обеих нозоформ и численности клещей. По Байкальскому тракту коэффициент ранговой корреляции Спирмена составил -0.186 для КЭ и -0.172 для ИКБ ($n = 15$ в обоих случаях), по Мельничному $-r_s = -0.541$ для КЭ и -0.554 для ИКБ ($n = 13$ в обоих случаях). Что касается сезонной динамики, пики нападения клещей, приведшие к инфицированию КЭ и ИКБ, по территории неодинаковы и, по большей части, не совпадают с пиком активности клещей на участках, по которым имеются наблюдения (рис. 5). При этом пик заражения обеими нозоформами имеет очевидный сдвиг вправо, как минимум, на одну декаду и приходится на спад численности клещей.

Для установления связи между исследуемыми параметрами мы провели анализ с помощью ранговой корреляции Спирмена (табл. 5). В отношении КЭ относительная численность переносчиков коррелировала с вирусофорностью клещей по результатам ИФА (обнаружение АГ ВКЭ), но не по результатам ПЦР (выявление РНК ВКЭ).

Число изолятов ВКЭ было выше при высокой численности клещей, но не зависело от доли инфицированных клещей. Отсутствовала связь между долей переносчиков с АГ и РНК ВКЭ. Число случаев КЭ на обследуемой территории коррелировало с вирусофорностью по результатам ИФА и с успешностью изоляции на теплокровных животных, но не имело связи с вирусофорностью по результатам ПЦР. Что касается боррелий, то выявление их маркеров было выше в случае высокой численности переносчиков, но число заболеваний на обследуемой территории не зависело ни от численности клещей, ни от их боррелиефорности.

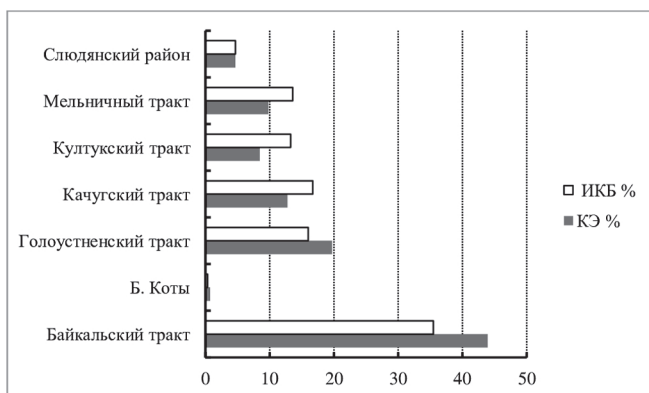


Рисунок 4. Доля больных клещевым энцефалитом и иксодовыми клещевыми боррелиозами людей, заразившихся на обследуемых участках южного Прибайкалья.

Figure 4. Proportion of patients, infected with tick-borne encephalitis and tick-borne borreliosis on the territories under examination.

Таблица 5. Установление связи между признаками по коэффициенту ранговой корреляции Спирмена

Table. 5. Establishing a connection between features by Spearman's rank correlation coefficient

Сравниваемые признаки	r_s	n	Уровень значимости P
Численность клещей / доля клещей с АГ ВКЭ	0.312	67	< 0.05
Численность клещей / доля клещей с РНК ВКЭ	0.144	44	> 0.05
Численность клещей / число случаев КЭ	0.105	57	> 0.05
Численность клещей / число изолятов на мышах	0.534	68	< 0.001
Доля клещей с АГ ВКЭ / доля клещей с РНК ВКЭ	0.026	44	> 0.05
Доля клещей с АГ ВКЭ / число изолятов на мышах	- 0.055	39	> 0.05
Доля клещей с АГ ВКЭ / число случаев КЭ	0.506	53	< 0.001
Доля клещей с РНК ВКЭ / число случаев КЭ	0.259	37	> 0.05
Число случаев КЭ / число изолятов на мышах	0.531	57	< 0.001
Численность клещей / доля клещей с ДНК боррелий	0.345	44	< 0.05
Численность клещей / число случаев ИКБ	0.090	39	> 0.05
Доля клещей с ДНК боррелий / число случаев ИКБ	- 0.137	38	> 0.05

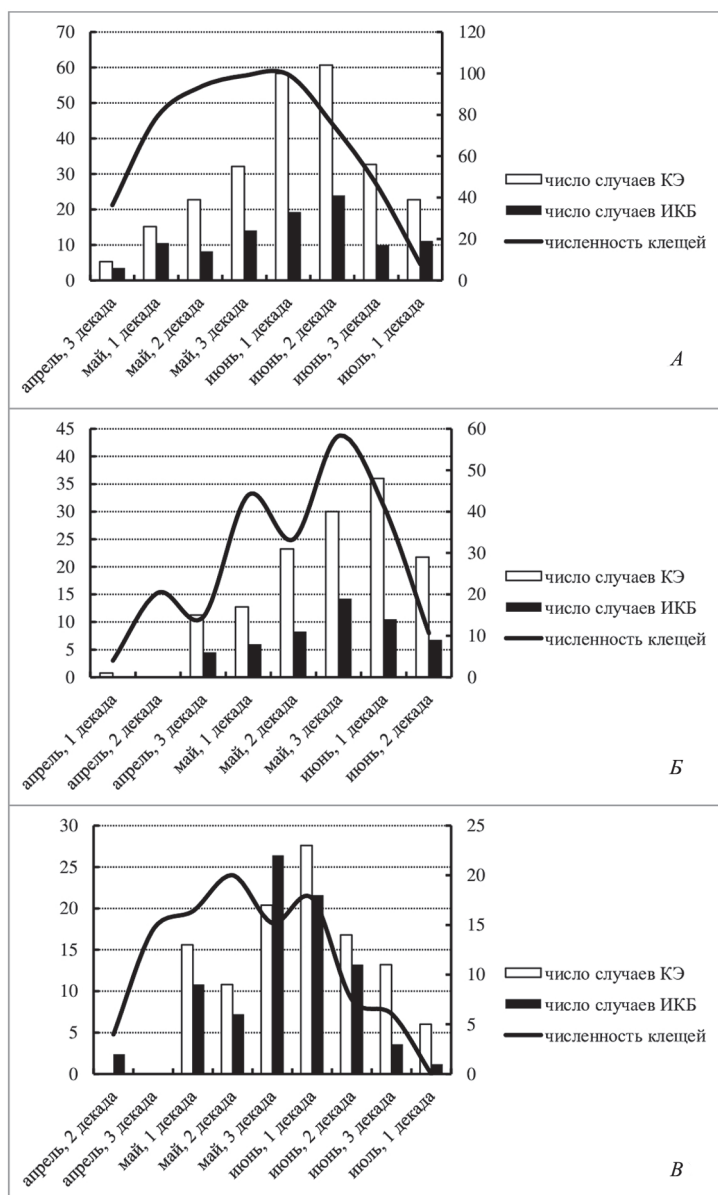


Рисунок 5. Сезонная динамика инцидентности заболеваний клещевым энцефалитом и иксодовыми клещевыми боррелиозами и численности *I. persulcatus* на территориях, прилегающих к Байкальскому (А), Голоуштенскому (Б) и Мельничному (В) трактам. По осям Y слева – численность клещей (экз. на ф-ч), справа – число случаев заболеваний; по оси X – декады сезонной активности клещей.

Figure 5. Seasonal incidence of tick-borne encephalitis and tick-borne borreliosis cases, and *I. persulcatus* abundance on the territories around the Baikalsky (A), Goloustnensky (B) and Melnichny (C) Highways. The main Y-axis– abundance rates (specimen for 1 flag hour); subsidiary Y-axis – number of cases. X-axis – decades of ticks seasonal activity.

Замечено, что ландшафтное разнообразие даже на небольших по площади участках территории может значительно влиять на обилие клещей (Václavík et al., 2020). Daniel с соавт. (2006) на территории Богемии (западная часть Чешской Республики) выделили девять типов растительности, соотнеся их с различными уровнями встречаемости европейского клеща *I. ricinus*, разными уровнями контакта с ними людей и риска нападения. Авторы не смогли связать обилие клещей с каким-то определенным классом лесов и заключили, что ни один из них не может считаться эксклюзивно «симптоматичным» в отношении риска заболевания КЭ. Впрочем, отметили, что ельники практически исключают наличие очага КЭ. Ястребов (2013) утверждает, что высокий риск заражения характерен для природных очагов, приуроченных к смешанным лесам разных типов: осиново-пихтовым, сосново-осиново-берёзовым, хвойно-широколиственным и другим с богатым подлеском и травостоем. На обследуемой нами территории имеются как разные типы смешанных лесов, так и локации, занятые почти исключительно берёзой, сосной или елью. Клещи, содержащие маркеры ВКЭ и боррелий, встречались на участках со всеми типами растительности, однако численность переносчиков была заметно ниже на тех из них, где имеются остепнённые биотопы (прибрежная полоса Байкала в окрестностях пос. Б. Коты, зоны вдоль Качугского тракта).

Поскольку трансмиссия «клещевых» патогенов зависит от вектора, для получения информации об их динамике и распространении важно понимание популяционной структуры переносчика (Carpi et al., 2016). Václavík с соавт. (2020) обнаружили, что все патогены, по которым они проводили поиск, чаще встречались в местах с более высокой плотностью клещей. При изучении природных очагов клещевого боррелиоза в Прибайкалье (Сунцова, 2004) не выявлено корреляционной связи между показателями многолетней численности клещей в природе и их заражённостью боррелиями, однако в сезонной динамике максимум заражённости клещей совпадал с пиком численности переносчиков в природе. В нашем исследовании доля переносчиков, содержащих маркеры ВКЭ и боррелий, в целом коррелировала с их численностью. Однако риск заболевания клещевой инфекцией обычно связан не просто с численностью переносчика, а с её динамикой, в том числе сезонной (Randolph, 2000). На участках с продолжительным периодом непрерывных наблюдений (Байкальский, Голоустненский и Мельничный тракты) колебания численности происходили с различной частотой: от 2–3 до 4–5 лет. Вероятно, это можно объяснить влиянием микроклиматических факторов и увеличением в этой связи продолжительности жизни одной генерации клещей (Коротков, 1998; Osipova et al., 2017). В целом по территории число случаев КЭ коррелировало с обилием переносчика, чего нельзя сказать о числе случаев ИКБ. Что касается соответствия сезонной динамики численности клещей и динамики присасывания к людям инфицированных переносчиков, в нашем исследовании пик заражения людей происходил как минимум на декаду позже пиковой активности клещей на конкретном участке. Алексеев (2007) объяснял такой сдвиг вероятным возрастанием к концу сезона числа особей с высокими титрами вируса.

Спонтанная заражённость иксодовых клещей патогенами вирусной и бактериальной природы неодинакова в разных частях их ареала (Коренберг и др., 2013), в том числе, как показали более ранние наши исследования (Melnikova et al., 2019), в различных районах Прибайкалья. В настоящей работе подтверждены значимые расхождения в зараженности клещей как ВКЭ, так и боррелиями по обследованным направлениям. Опираясь на эти результаты, можно говорить о риске заражения данными патогенами в той или иной местности. Кроме того, в зонах симпатрии патогены могут обнаруживаться не только у основного переносчика, но и у других видов клещей (Katargina et al., 2013). На некоторых лесных участках территории, прилегающей к Качутскому тракту, ареалы *I. persulcatus* и *H. concinna* перекрываются, а показатели численности этих видов сопоставимы. Результаты нашего анализа показывают, что при прочих равных условиях (благоприятная среда обитания, схожие кормовая база и показатели численности популяций двух видов клещей) таёжный клещ, несомненно, является основным переносчиком искомым патогенов, поскольку соответствующие маркеры в его суспензиях обнаруживали значительно чаще.

Наиболее достоверным подтверждением устойчивой циркуляции патогена на территории является получение изолята в биопrobe с последующей его идентификацией (Ястребов, 2013). Гипотетически, риск заражения человека КЭ на конкретной территории находится в прямой зависимости от количества изолятов вируса, которые удастся получить на теплокровных животных. В доступной литературе мы не нашли исследований, посвященных этому вопросу. В нашей работе показан высокий уровень корреляции между числом заболеваний КЭ и числом изолятов в целом по южному Прибайкалью, хотя на отдельных участках (Слюдянский район) доля патогенных для НБМ суспензий довольно высока, а доля заразившихся КЭ минимальна. Вероятно, в данном случае вступают в действие другие факторы. Уровень заражаемости природноочаговыми инфекциями – это результат взаимодействия двух величин: лоймопотенциала очага и интенсивности контакта людей с природными очагами (Коренберг и др., 2013). Одна из особенностей современной эпидемиологии КЭ состоит в том, что большинство встреч с клещами происходит не в лесу и не на местности, граничащей с лесом, а в рекреационных зонах (Zeman, Benes, 2013), и количество случаев заражения напрямую зависит от плотности населения (коэффициент корреляции 0.97) (Дружинина и др., 2002). Ключевым фактором, контролирующим контакт с переносчиком и инфицирование, является поведение человека (Estrada-Peña, de la Fuente, 2014; Lambin et al., 2010). Как результат комплексного влияния всех исследованных в настоящей работе факторов (высокие показатели численности, вирусофорности и боррелиефорности переносчика, большое количество изолятов ВКЭ на лабораторных животных), наибольший риск заражения КЭ и ИКБ на обследованной территории связан с посещением Байкальского тракта. Немаловажную роль играет также значительная плотность жилых поселений и рекреационных зон, расположенных вдоль этой трассы. Именно с этого направления имеет место около 30% всех обращений по поводу присасывания клещей (Козлова, 2008), происходит не меньше трети заражений КЭ и четверти ИКБ (Мельникова, Андаев, 2017). Уменьшение воздействия любого из вышеперечисленных факторов снижает вероятность заражения на конкретной территории.

ВЫВОДЫ

1. Сравнение распределений частот показателей обилия *I. persulcatus* по критерию χ^2 на обследуемых участках выявило высокую степень их неоднородности. Показаны значимые различия среднემноголетних показателей относительной численности таёжного клеща на этих участках, а также многолетней и сезонной динамики.

2. Средняя спонтанная зараженность иксодид ВКЭ на обследуемой территории составила 1.3% по результатам ИФА и 2.5% по результатам ПЦР, маркеры боррелий выявлены у 40.1% исследованных клещей. При этом имелись значимые различия в обнаружении патогенов в *I. persulcatus* с отдельных участков в сравнении со средним показателем по территории. В суспензиях *I. persulcatus* АГ ВКЭ и ДНК боррелий обнаруживали гораздо чаще, чем в суспензиях *H. concinna*.

3. Выявлены существенные различия между обследованными участками южного Прибайкалья по патогенности переносчиков, содержащих маркеры ВКЭ, для лабораторных животных.

4. Корреляционный анализ показал наличие прямой связи между численностью переносчиков и обнаружением АГ ВКЭ, но не РНК ВКЭ. Число изолятов ВКЭ было выше при высокой численности клещей, но не зависело от доли инфицированных клещей. Отсутствовала связь между долей переносчиков с АГ и РНК ВКЭ. Число случаев КЭ на обследуемой территории коррелировало с вирусофорностью по результатам ИФА и с успешностью изоляции на теплокровных животных, но не имело связи с вирусофорностью по результатам ПЦР. Что касается боррелий, то выявление их маркеров было выше в случае высокой численности переносчиков, но число заболеваний на обследуемой территории не зависело ни от численности клещей, ни от их боррелиефорности.

5. На основании совокупности исследованных параметров определён участок наибольшего риска заражения КЭ и ИКБ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность бывшим и настоящим сотрудникам ФКУЗ Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора Р.А. Бондарюк, А.Н. Бондарюку, М.А. Борзенко, Т.И. Борисовой, С.А. Борисову, Д.Б. Вержуцкому, П.Е. Вершинину, М.О. Гориной, И.М. Морозову, А.Я. Никитину, Н.Н. Пивень, А.В. Севостьяновой, Е.А. Сидоровой, А.В. Холину и др., в разные годы принимавшим участие в сборе клещей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.Н. 2007. Современное состояние знаний о переносчиках клещевого энцефалита. Вопросы вирусологии 5: 21–26. [Alekseev A.N. 2007. Modern knowledge about tick-borne encephalitis vectors. Problems of virology 5: 21–26. (In Russian)].
- Вершинин Е.А., Мельникова О.В., Морозов И.М. 2014. Клещи рода *Haemaphysalis* в южной части Прибайкалья. Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология» 8: 92–95. [Vershinin E.A., Mel'nikova O.V., Morozov I.M. 2014. *Haemaphysalis* ticks in the southern part of Pribaikalie. The Bulletin of Irkutsk State University. Series "Biology. Ecology" 8: 92–95. (In Russian)]
- Вирусология. Методы. 1988. Пер. с англ. Под ред. Б. Мейхи. М., Мир, 344 с. (Virology. A practical approach. 1985. Ed. by B.W.J. Mahy. Oxford, Washington DC, IRL Press).

- Данчинова Г.А., Хаснатинов М.А., Сунцова О.В. и др. 2004. Переносчики возбудителей трансмиссивных клещевых инфекций на юге Восточной Сибири и севере Монголии. Бюллетень ВСНЦ СО РАМН 1(3): 107–112. [Danchinova G.A., Khasnatinov M.A., Suntsova O.V. et al. 2004. Vectors of transmissible tick-borne infections in the South of East Siberia and North of Mongolia. The Bulletin of East Siberia branch of Russian Academy of Sciences 1(3): 107–112. (In Russian)]
- Дружинина Т.А., Ющенко Г.В., Мелюк С.А. и др. 2002. Клещевой боррелиоз в Ярославской области. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 2: 9–12. [Druzhinina T.A., Yushchenko G.V., Melyuk S.A. et al. 2002. Tick-borne borreliosis in Yaroslavl region. Medical parasitology and parasitic diseases 2: 9–12. (In Russian)]
- Закс Л. 1976. Статистическое оценивание. М., Статистика, 598 с. [Zaks L. 1976. The statistical estimation. Moscow, 598 pp. (In Russian)]
- Козлова И.В. 2008. Научное обоснование и пути совершенствования экстренной диагностики и профилактики трансмиссивных клещевых инфекций в условиях сочетанности природных очагов. Дис. ... докт. мед. наук. Иркутск, 307 с. [Kozlova I.V. 2008. Nauchnoe obosnovanie i puti sovershenstvovaniya ekstretnoy diagnostiki i profilaktiki transmissivnykh kleshchevykh infekcij v usloviyakh sochetannosti prirodnykh ochagov. Thesis for Dr of Science Degree. Irkutsk, 307 pp. (In Russian)]
- Коренберг Э.И. 1976. Популяция и группа популяций у *Ixodes persulcatus* P. Sch. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 45 (3): 297–303. [Korenberg E.I. 1976. *Ixodes persulcatus* P. Sch. population and group of populations. Medical parasitology and parasitic diseases 45 (3): 297–303. (In Russian)]
- Коренберг Э.И., Помелова В.Г., Осин Н.С. 2013. Природноочаговые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами. М., 463 с. [Korenberg E.I., Pomelova V.G., Osin N.S. 2013. Infections with Natural Focality transmitted by Ixodid ticks. Moscow, 463 p. (In Russian)]
- Коротков Ю.С. 1998. Циклические процессы в динамике численности таёжного клеща и их связь с погодными и климатическими условиями. Паразитология 32 (1): 21–31. [Korotkov Yu.S. 1998. Ciklicheskie processy v dinamike chislennosti tayozhnogo kleshcha i ih svyaz' s pogodnymi i klimaticheskimi usloviyami. Parasitology 32 (1): 21–31. (In Russian)]
- Ландшафты юга Восточной Сибири (карта масштаба 1:1 500 000). 1977. Ред. Михеев В.С., Ряшин В.А. М., ГУГК. [South of East Siberia landscape (map on a scale of 1:1,500000). 1977. Ed.: Miheev V.S., Ryashin V.A. Moscow, GUGK. (In Russian)]
- Мельникова О.В., Андаев Е.И. 2017. Эколого-эпидемиологические особенности клещевого энцефалита и иксодовых клещевых боррелиозов в г. Иркутске. Эпидемиология и вакцинопрофилактика 6 (97): 20–26. [Mel'nikova O.V., Andaev E.I. 2017. Ecological and Epidemiological Peculiarities of the Tick-Borne Encephalitis and Ixodid Tick-Borne Borreliosis in Irkutsk. Epidemiology and Vaccine Prevention 6 (97): 20–26. (In Russian)]
- Сунцова О.В. 2004. Эколого-паразитологическая характеристика природных очагов клещевого боррелиоза в Прибайкалье. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 10 с. [Suntsova O.V. 2004. Ekologo-parazitologicheskaya harakteristika prirodnykh ochagov kleshchevogo borrelioza v Pribajkal'e. Thesis for PhD Degree. Irkutsk, 10 pp. (In Russian)]
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): морфология, систематика, экология, медицинское значение. 1985. Л., Наука, 416 с. [Taiga tick *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): Morphology, Systematics, Ecology, Medical importance. 1985. Leningrad, 416 pp. (In Russian)]
- 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). Leningrad "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 Publishing house, 436 pp. (In Russian)]
- Якименко В.В., Малькова М.Г., Тюлько Ж.С. и др. 2019. Трансмиссивные вирусные инфекции Западной Сибири (региональные аспекты эпидемиологии, экологии возбудителей и вопросы микроэволюции). Омск: Издательский центр КАН, 312 с. [Yakimenko V.V., Mal'kova M.G., Tyul'ko Zh.S. et al. 2019. Transmissivnye virusnye infekcii Zapadnoj Sibiri (regional'nye aspekty epidemiologii, ekologii vzbuditelej i voprosy mikroevolyucii). Omsk, 312 pp. (In Russian)]
- Ястребов В.К. 2013. Эпидемиологическая оценка очагов клещевого энцефалита для обоснования рациональных мер профилактики. Диагностика и профилактика инфекционных болезней: Материалы научно-практической конференции. Новосибирск: Издательство «АРЕАЛ»: 30–31. [Yastrebov V.K.

2013. Epidemiologicheskaya ocenka ochagov kleshchevogo encefalita dlya obosnovaniya racional'nyh mer profilaktiki. Diagnostika i profilaktika infekcionnyh boleznej: Materialy nauchno-prakticheskoy konferencii. Novosibirsk: 30–31. (In Russian)]
- Carpi G., Kitchen A., Kim H.L. et al. 2016. Mitogenomes reveal diversity of the European Lyme borreliosis vector *Ixodes ricinus* in Italy. Mol. Phylogenet. Evol. 101:194–202. doi: 10.1016/j.ympev.2016.05.009
- Daniel M., Zitek K., Danielova V. et al. 2006. Risk assessment and prediction of *Ixodes ricinus* tick questing activity and human tick-borne encephalitis infection in space and time in the Czech Republic. International Journal of Medical Microbiology 296 (1): 41–47.
- Estrada-Peña A., de la Fuente J. 2014. The ecology of ticks and epidemiology of tick-borne viral diseases. Antiviral Res. 108C: 104–128. doi: 10.1016/j.antiviral.2014.05.016
- Katargina O., Russakova S., Geller J. et al. 2013. Detection and characterization of tick-borne encephalitis virus in Baltic countries and eastern Poland. PLoS One 8 (5): e61374. doi: 10.1371/journal.pone.0061374
- Lambin E.F., Tran A., Vanwambeke S.O. et al. 2010. Pathogenic landscapes: interactions between land, people, disease vectors and their animal hosts. Int. J. Health. Geogr. 9 (54). <http://www.ij-healthgeographics.com/content/9/1/54>
- Melnikova O.V., Adelshin R.V., Trushina Yu.N. et al. 2019. Identification of the Spectrum of Pathogens in Ixodid Ticks from Natural Co-Infection Foci of the Baikal Region. Entomological Review 99 (2): 262–273. DOI: 10.1134/S001387381902012X
- Osipova T.N., Grigoryeva L.A., Samoylova E.P. et al. 2017. The influence of Meteorological Factors on the Activity of Adult Taiga Ticks (*Ixodes persulcatus* Sch., Ixodinae) in St. Petersburg and Its Environs Entomological Review 97 (4): 554–563. DOI: 10.1134/S0013873817040169
- Randolph S.E. 2000. Ticks and tick-borne disease systems in space and from space. Adv Parasitol. 47: 217–243.
- Václavík T., Balážová A., Baláž V. et al. 2020. Landscape epidemiology of neglected tick-borne pathogens in central Europe Transbound Emerg Dis. doi: 10.1111/tbed.13845. Online ahead of print.
- Zeman P., Benes C. 2013. Spatial distribution of a population at risk: an important factor for understanding the recent rise in tick-borne diseases (Lyme borreliosis and tick-borne encephalitis in the Czech Republic). Ticks Tick Borne Dis. 4 (6): 522–30. doi: 10.1016/j.ttbdis.2013.07.003

THE ACTIVITY OF ADULT TAIGA TICKS
(*IXODES PERSULCATUS* SCHULZE, 1930)
HEMIPOPULATIONS IN COMBINED TICK-BORNE ENCEPHALITIS
AND TICK-BORNE BORRELIOSIS NATURAL FOCI
OF SOUTHERN BAIKAL REGION

O. V. Mel'nikova, E. A. Vershinin, V. M. Korzun, Yu. A. Verzhutskaya,
N. V. Yakovchits, R. V. Adel'shin, Yu. N. Trushina, K. V. Lopatovskaya, E. I. Andaev

Keywords: taiga tick *Ixodes persulcatus*, abundance, tick-borne encephalitis virus (TBEV), *Borrelia*, virus prevalence, *Borrelia* prevalence, TBEV isolates, Baikal Region

SUMMARY

The results of long-term (2005–2020) monitoring of combined tick-borne encephalitis (TBE) and tick-borne borreliosis (TBB) natural foci in several sites of southern part of Baikal region are presented. The studied territory showed high degree of heterogeneity of adult *Ixodes persulcatus* population density and their infection with TBEV and borreliosis. Significant difference between the studied sites regarding pathogenicity of vectors with positive TBEV – ELISA results for laboratory mice has been revealed. Positive correlation between vector abundance and TBEV antigen prevalence and the number of murine viral isolates has been shown. The incidence of TBE on the studied territory also correlated with ELISA results and success of isolation on worm-blooded animals. The number of *Borrelia* PCR positive results was higher if the ticks abundance was high, but TBB incidence correlated neither with ticks abundance, nor with their *Borrelia* infection rates.

УДК 591.5: 595.792

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПАРАЗИТОИДА *TOMICOBIA SEITNERI* (HYMENOPTERA: PTEROMALIDAE) В ЕЛОВЫХ ЛЕСАХ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2021 г. Е. А. Чилахсаева^{а,*}, И. В. Хегай^б

^а Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации
лесного хозяйства, ул. Институтская, д. 15, Пушкино, 141202 Россия

^б Научно-производственный центр исследования лесов им. П.А. Гана
Института биологии Национальной академии наук Кыргызской Республики,
ул. Дорожный переулок, д. 15, Бишкек, 720024 Кыргызстан

* e-mail: kchilahsaeva@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.03.2021 г.

После доработки 09.10.2021 г.

Принята к публикации 17.10.2021 г.

Изучены биологические особенности *Tomicobia seitneri* (Ruschka, 1924) – имагинального паразитоида короеда-типографа *Ips typographus* L., 1758 в еловых лесах Московской области. Показано, что доля пораженных жуков обычно выше во второй половине лета. Полное развитие *T. seitneri* в природных условиях Подмосковья продолжается 32–37 дней. После зимовки и выхода из коры *T. seitneri* не имеет зрелых яиц. После дополнительного питания 3–4 дня в самках содержится в среднем 3 яйца. Наблюдается два поколения в год. Потенциальная плодовитость *T. seitneri* в середине лета выше, чем в период весеннего лёта короеда-типографа и начала заселения им деревьев. Обнаружено, что после заражения *T. seitneri* жуки короеда-типографа способны летать как минимум в течение 20 дней. Продолжительность жизни и потенциальная плодовитость *T. seitneri* различны в лабораторных и природных условиях и зависят, скорее всего, от условий питания. В условиях лаборатории при температуре 24°C продолжительность развития *T. seitneri* 30–68 дней. Для успешного разведения *T. seitneri* необходимо создать благоприятные условия для жизни жуков короеда-типографа. Приведены сведения об обнаруженных формах личинок *T. seitneri*.

Ключевые слова: *Tomicobia seitneri*, *Ips typographus*, паразитоид, лабораторное разведение, биологическая защита

DOI: 10.31857/S0031184721060053

Tomicobia seitneri (Ruschka, 1924) (Hymenoptera: Pteromalidae) давно привлекает исследователей преимущественно как эффективный и массовый энтомофаг, влияющий на популяционную динамику короедов (Гириц, 1975; Коломиец, Богданова, 1980; Wegensteiner et al., 2017). Неоднократно *T. seitneri* рассматривали в качестве перспективного вида для защиты ели от короеда-типографа *Ips typographus* L., 1758 (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) (Гречкин, 1949; Гниненко и др., 2014). Образ жизни этого энтомофага изложен в работах многих отечественных и зарубежных ученых (Seitner, 1924; Гречкин, 1949; Thalenhorst, 1949; Sachtleben, 1952; Hedqvist, 1963; Гириц,

1975; Коломиец, Богданова, 1980). Тем не менее при выборе паразитоидов в качестве эффективных агентов биологической защиты, а также при разработке методов их использования необходимы более глубокие знания их биологии.

Tomicobia seitneri – имагинальный паразитоид жуков короедов рода *Ips* De Geer, 1775. Паразитизм по различным данным сильно колеблется и может достигать 100% (Faccoli, 2000; Georgiev, Takov, 2005). Вид распространен в Европе, России, Японии, Китае, Монголии (Noyes, 2019). В Московской области считается одним из многочисленных паразитоидов короеда-типографа (Гниненко и др., 2014; Хегай, Чилахсаева, 2014).

Целью данной работы является изучение биологических особенностей *T. seitneri* в ельниках Московской области. В основу статьи положены материалы лабораторных и полевых наблюдений, результаты исследования 2013–2018 гг., а также полученные данные о потенциальной плодовитости, периоде развития и продолжительности жизни особей в естественных и лабораторных условиях.

Результаты исследования помогут в дальнейшем оценить возможность практического применения данного энтомофага в качестве агента биологической защиты еловых насаждений от короеда-типографа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения и сборы *Tomicobia seitneri* были проведены в Пушкинском районе Московской области, на территориях Московского учебно-опытного участкового лесничества (кв. 125), Учинского участкового лесничества и дачного поселка Клязьма, в 2013–2016 и 2018 гг.

Сбор взрослых паразитоидов и короедов проводили в еловых насаждениях на группе рядом стоящих заселенных короедом-типографом деревьях. Паразитоидов собирали в пробирки Эппендорф со стволов деревьев. Всего было собрано 633 экз. *T. seitneri*. Так же были развешаны феромонные ловушки (феромон Вертенол БС) для мониторинга численности короеда-типографа. В период с конца апреля до середины июля в 2013, 2014, 2016 и 2018 гг. сборы из этих ловушек были взяты для анализа наличия в них *T. seitneri*. Всего было разобрано 10 сборов. Количество короеда-типографа в них составило 52245 экз., количество *T. seitneri* – 52 экз. 100 жуков из феромонных ловушек было вскрыто для выявления в них *T. seitneri*.

Для изучения *T. seitneri* в лабораторных условиях использовали кору с повреждённых короедом-типографом деревьев. Кору собирали в очагах массового размножения короеда-типографа в холодное время года и хранили в лаборатории при температуре 0°C. Затем её переносили в помещение и при комнатной температуре (22–24°C), в течение месяца, наблюдали начало выхода паразитоидов. Вылетевших паразитоидов собирали. В коре подсчитывали число паразитированных жуков короеда-типографа и число его вылетных отверстий.

Собранных паразитоидов содержали в стеклянных колбах с полоской фильтровальной бумаги в холодильнике при температуре 8°C. В каждую колбу помещали не более 15 особей. Каждые два дня паразитоидов обеспечивали кормом. Для этого колбы выставляли из холодильника и оставляли на 30 мин при комнатной температуре. В колбы помещали фильтровальную бумагу, смоченную раствором мёда с водой в соотношении 1:10. При этом удаляли и подсчитывали мёртвых особей.

Были поставлены опыты по заражению короеда-типографа *T. seitneri*. Для опытов использовали кусок коры с древесиной (45×20 см) и обрубок ствола ели (диаметр 28 см, длина 35 см). Кусок коры и обрубок поддерживали во влажном состоянии. Дополнительно на кору помещали полоски фильтровальной бумаги, смоченные водой и раствором мёда. В обоих опытах короеда-типографа выпускали на кору одновременно с *T. seitneri*. После того, как обрубок и кусок коры оказывались заселены короедом-типографом, исследователи (авторы данной статьи) ждали выхода нового поколения *T. seitneri*. Мёртвых паразитоидов и жуков собирали.

Потенциальную плодовитость определяли путем подсчёта яиц при вскрытии брюшка самок под бинокляром МБС-10. Всего было вскрыто 146 самок *T. seitneri*. Полученные данные использовали для установления связи между размером тела и потенциальной плодовитостью *T. seitneri*. Значимость взаимосвязей оценивалась с помощью анализа линейной регрессии (MS EXCEL 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Развитие *Tomicobia seitneri* в природных условиях

По результатам анализа сборов феромонных ловушек было обнаружено, что *T. seitneri* в ловушки попадает очень мало, в большинстве сборов этого паразитоида нет. Из 10 сборов только в трёх сборах был обнаружен паразитоид *T. seitneri*. В одном сборе (за май 2014 г.) один экземпляр *T. seitneri* и 713 экз. короеда-типографа, во втором (также за май 2014 г.) 49 экз. *T. seitneri* и 242 экз. короеда-типографа, в третьем (за июнь 2015 г.) 2 экз. *T. seitneri* и 143 экз. короеда-типографа. Жуки *Ips typographus*, зараженные паразитоидом, попадают в феромонные ловушки, хотя и в небольшом количестве. Из 100 жуков типографа только в трёх жуках июньского сбора были обнаружены личинки *T. seitneri* (средняя длина 1.6 мм). Таким образом, жук сохраняет способность летать в период, когда внутри его тела происходит развитие *T. seitneri* (эмбриональная и личиночная стадия).

Лёт *T. seitneri* наблюдается в течение всего лета и сопряжен с развитием короеда-типографа. Весенний массовый лёт связан с вылетом *T. seitneri* из жуков, зараженных летом прошлого года. В этих жуках паразитоид зимовал в стадии личинки старшего возраста. В конце первой и начале второй декад мая, во время втачивания короеда-типографа в кору и устройства им брачных камер и маточных ходов, начинаются массовый лёт *T. seitneri* и заражение жуков. В это время в результате деятельности короеда на коре появляется буровая мука. Зараженные жуки несколько дней сохраняют свою активность. В третьей декаде мая в собранных живых, но малоподвижных жуках были обнаружены личинки *T. seitneri*.

После того как вся генерация короеда-типографа втачилась в кору, лёт *T. seitneri* не отмечается в течение 11–12 дней. Следующий массовый лёт начинается летом во время появления жуков короеда-типографа сестринского и нового поколений (рис. 1). Молодые жуки в это время выходят из-под коры, ползают по ней и подвергаются нападению паразитоида, вышедшего из жуков родительского поколения. При вскрытии части зараженных родительских жуков в них можно обнаружить имаго *T. seitneri*, которые уже готовы к выходу наружу.

T. seitneri предпочитает солнечную сторону дерева и полутень. В первой половине дня больше всего паразитоидов было собрано на солнечной стороне в 11.30, во второй половине дня – в полутени с 14–15 ч до 16.40 ч, при температуре воздуха в тени 23–24°C.

Полное развитие *T. seitneri* в естественных природных условиях Подмосквья продолжается 32–37 дней. Наблюдается два поколения в год. Зимуют личики старшего возраста второй генерации в зараженных жуках. Весной под корой дерева в каждом таком жуке можно обнаружить взрослую личику *T. seitneri*, которая полностью заполняет его тело (рис. 2). Жуков короеда-типографа, погибших от паразитоида, можно обнаружить по круглому отверстию на тачке короеда.

В годы, когда наблюдаются вспышки массового размножения короеда-типографа, *T. seitneri* постоянно встречается на поврежденных им деревьях. В 2013 и 2014 годах

в очагах короеда-типографа было собрано наибольшее количество экземпляров *T. seitneri*, в 2015 и в 2016 годах ловились только единичные экземпляры на ветровальных деревьях, заселённых короедом-типографом, так как очагов массового размножения короеда-типографа в эти годы не отмечалось.

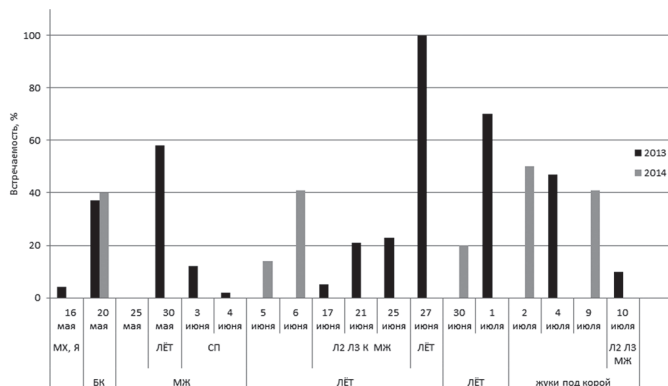


Рисунок 1. Встречаемость *Tomicobia seitneri* за два года наблюдений. Для *Ips typographus*: БК – брачные камеры; К – куколки; ЛЁТ – период лёта; Л2, Л3 – развитие личинок 2-го и 3-го возрастов; МЖ – молодые жуки; МХ – маточные ходы; СП – сестринское поколение; Я – откладка яиц.

Figure 1. *Tomicobia seitneri* occurrence over 2-year observations. For *Ips typographus*: БК – nuptial chambers; К – pupa; ЛЁТ – flight period; Л2, Л3 – larva's growth 2 and 3 stages; МЖ – young beetles; МХ – maternal galleries; СП – sister generation; Я – egg laying.



Рисунок 2. Личинка *Tomicobia seitneri* внутри короеда-типографа.

Figure 2. *Tomicobia seitneri* larva inside the bark beetle *Ips typographus*.

Развитие *Tomicobia seitneri* в лабораторных условиях

В лаборатории, из собранной коры, первыми начинают вылетать жуки короеда-типографа, затем, через 7–13 дней, – *T. seitneri*. Сразу после вылета паразитоиды начинают пить воду. Помещённые в колбы особи охотно питаются раствором мёда и водой.

Не было обнаружено связи между продолжительностью хранения коры в холодных условиях и началом выхода *T. seitneri* в лабораторных условиях. В лабораторном эксперименте, проведённом с корой в январе, период ожидания появления особей составил 18 дней, тогда как из коры, принесённой из леса в конце апреля, паразитоиды начинали выходить на 13–14-й день (рис. 3).

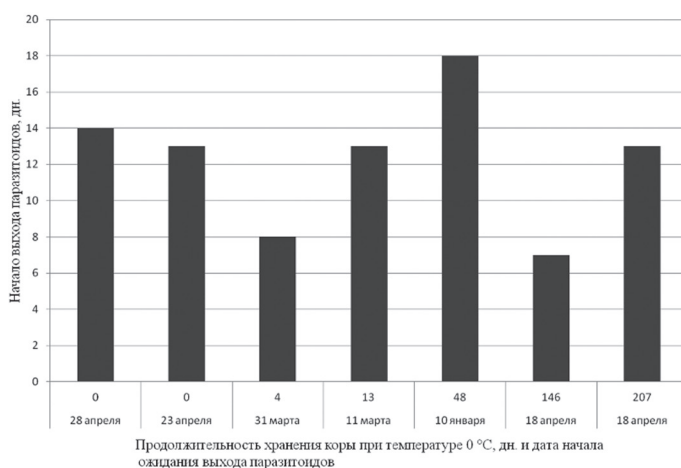


Рисунок 3. Появление *Tomicobia seitneri* в лабораторных условиях после хранения коры при температуре 0 °C.

Figure 3. The beginning of the flying out of *Tomicobia seitneri* in laboratory depending on the duration of storage of the bark at a temperature of 0°C.

При содержании в колбах при температуре 8°C и подкормке раствором мёда и водой каждые два дня паразитоиды жили недолго. Продолжительность жизни самцов составила от 1 до 4 дней, самок от 4 до 8 дней. Одна самка жила 40 дней.

Потенциальная плодовитость и размер особей паразитоида *Tomicobia seitneri*

После выхода из-под коры *T. seitneri* не имеет зрелых яиц. После питания в течение трех-четырех дней в теле самки содержится в среднем 3 яйца (3.0 ± 3.6 , $n = 24$). Среднее количество яиц в самках, собранных в начале лета короеда, составляет 3 шт., в это время преобладают самки без яиц и самки с незначительным числом яиц. В середине лета преобладают самки с большим количеством яиц, самки без яиц встречаются редко (из 114 самок только две не имели яиц) (табл. 1).

Средняя длина самок лишь в 1.1 раза больше длины тела самцов (табл. 2).

Таблица 1. Потенциальная плодовитость *Tomicobia seitneri* в разные месяцы

Table 1. *Tomicobia seitneri* fertility in various months

Период сбора самок	Колич. собранных самок, экз.	Среднее колич. яиц в самке, шт.*	Минимальное / максимальное колич. яиц в самке, шт.
Начало мая	32	3.34 ± 3.61	0/12
Июнь–июль	114	20.16 ± 6.81	0/38

*Среднее $\pm$ стандартное отклонение (SD).

Таблица 2. Длина тела *Tomicobia seitneri*

Table 2. *Tomicobia seitneri* body length

Показатели	Число измерений	Средняя длина тела*, мм
Самки	130	2.74 ± 0.16
Самцы	28	2.56 ± 0.35

*Среднее $\pm$ стандартное отклонение (SD).

Связь между длиной тела *T. seitneri* и плодовитостью слабая, коэффициент корреляции и параметры модели статистически не значимы ($n = 87$, $R^2 = 0.076$, $p > 0.05$).

Яйца паразитоида *Tomicobia seitneri*

Яйца *Tomicobia seitneri* удлинённо-овальные, слегка изогнутые (рис. 4). Средняя длина яйца $0.35 \text{ мм} \pm 0.05 \text{ мм}$ ($n = 192$), средняя ширина $0.12 \text{ мм} \pm 0.02 \text{ мм}$ ($n = 78$). Продолжительность эмбрионального развития 7 дней (Hedqvist, 1963). В лабораторных исследованиях в жуках *I. typographus* через 7 дней после заражения паразитоидом были обнаружены яйца, а также личинка в оболочке (рис. 5).



Рисунок 4. Яйца, извлеченные из самки *Tomicobia seitneri*.

Figure 4. Eggs extracted from a *Tomicobia seitneri* female.

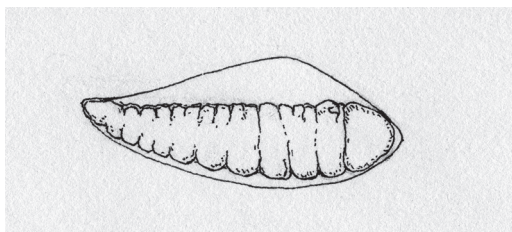


Рисунок 5. Личинка *Tomicobia seitneri* через 7 дней после заражения *Ips typographus*.

Figure 5. *Tomicobia seitneri* – larva 7 days after its *Ips typographus* infection.

Личинка паразитоида *Tomicobia seitneri*

Согласно данным Seitner (1924) личинка проходит три стадии развития. Личинки первой и второй стадий сильно отличаются от личинок третьей стадии. У личинки первой стадии голова отчётливо выделена, глаза слабо развиты, мандибулы маленькие. Тело изогнуто, узкое с хвостовидным окончанием, сегменты тела с рядами прилегающих щетинок, грудной отдел имеет дорсальные поперечные выпуклости и крыловидные выступы на вентральной стороне. На второй стадии тело личинки более удлиненное, хвостовидная часть и щетинки короче, не прилегающие, вентральные выросты мельче, мандибулы и трахеи хорошо видны. На последней стадии личинка цилиндрическая, слабоизогнутая, на концах конически сужена. Ротовая область с характерным расположением сосочков.

В наших опытах после вскрытия жуков, зараженных *T. seitneri*, в двух из них были обнаружены личинки. В одном жуке, через 7 дней после заражения, обнаружена личинка в оболочке (рис. 5), в другом жуке, через 21 день после заражения, обнару-

жена личинка размером 0.75 мм, по форме напоминающая яйцо, с двумя выростами в головной части (рис. 6).



Рисунок 6. Личинка *Tomicobia seitneri* длиной 0.75 мм.
Figure 6. *Tomicobia seitneri* larva body long 0.75 mm.

После вскрытия собранных в природе жуков нами были обнаружены личинки *T. seitneri* размером 1.6 и 2.1 мм. Личинки цилиндрические, слегка изогнутые, на концах конически суженные. Они отличаются друг от друга расположением специфических выростов в головной части личинки. Согласно описанию Seitner (1924) личинка длиной 2.1 мм по строению относится к личинке второго возраста (рис. 7А). Личинка длиной 1.6 мм по своему строению, вероятно, относится к промежуточной между первой и второй стадиями. Тело без хвостовидного окончания, характерного для личинок первого возраста, однако имеются значительные выпуклости и выросты головной части. Обнаруженные в наших опытах личинки имеют одинаковое строение головы (рис. 8). Также были обнаружены личинки последней стадии развития (рис. 7В). По данным Seitner (1924), между второй и третьей стадиями личинок появляется следующая стадия без рядов щетинок. К этой группе принадлежат формы с различными переходами от слабых хвостов к бесхвостым личинкам.

Строение личинок *T. seitneri* нуждается в дальнейшем исследовании для уточнения всех форм и стадий постэмбрионального развития и их морфологических различий.

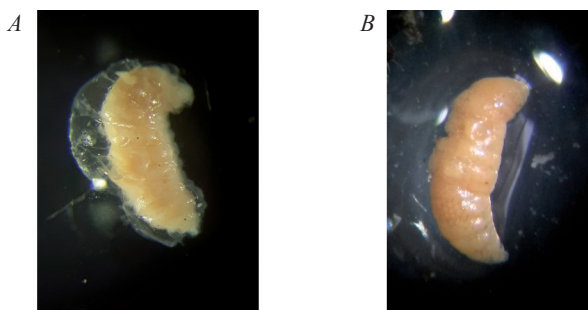


Рисунок 7. Личинки *Tomicobia seitneri*: А – личинка второй стадии развития (2.1 мм), В – личинка последней стадии развития.
Figure 7. *Tomicobia seitneri* larva: А – larva of the second stage of development (2.1 mm), В – larva of the last stage of development.

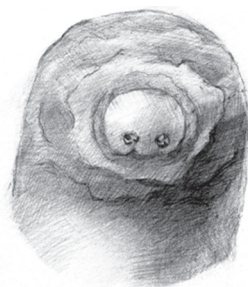


Рисунок 8. Голова личинки *Tomicobia seitneri*.

Figure 8. *Tomicobia seitneri* larva head.

Опыты по заражению короеда-типографа в лабораторных условиях

В лабораторных условиях развитие *T. seitneri* в жуках короеда-типографа быстро прекращалось. При этом заражение жуков проходило активно, но в дальнейшем большая часть жуков погибала и паразитоид в теле жука не развивался.

В лабораторном эксперименте на кусок коры с древесиной было выпущено 20 самок и 10 самцов *T. seitneri*, прошедших дополнительное питание в течение трех дней после зимовки. К ним были выпущены 30 имаго короеда-типографа. На четвертый день все короеды вточились в кору. На 68-й день от момента заражения короеда вылетело 2 экз. *T. seitneri* и в одном жуке была обнаружена личинка. После вскрытия самок *T. seitneri*, погибших на четвертый день после выпуска к короеду, было обнаружено, что только 12 самок содержали яйца (в среднем 2.7 ± 3.1 яиц, минимум одно яйцо, максимум 12 яиц). Такая потенциальная плодовитость существенно ниже потенциальной плодовитости в природных условиях (табл. 1). После вскрытия погибших жуков в двух было обнаружено по одному яйцу паразитоида.

Таблица 3. Продолжительность развития *Tomicobia seitneri*

Table 3. *Tomicobia seitneri* duration of development

Условия развития	Общая продолжительность развития, дней	Продолжительность развития, дней			Источник
		Яйцо	Личинка	Куколка	
Комнатное разведение	45	7	—	—	Seitner, 1924
Искусственное заражение жука	35–40	—	—	—	Гириц, 1975
	40–47	4–5	16	10	Kolubajiv, 1954
В природных условиях	—	—	10–22	8–15	Bouček et al., 1953
	35–45	—	—	—	Коломиец, Богданова, 1980

Прочерк – нет данных.

В лабораторном эксперименте в июне на еловый обрубок было посажено 23 жука короеда-типографа и 23 особи *T. seitneri*. Все жуки вточились в кору, через 30 дней вылетели 2 особи *T. seitneri*. В лабораторных условиях при температуре 24°C продолжительность развития *T. seitneri* 30–68 дней.

Согласно полученным данным, если жуков заражали *T. seitneri* на третий день после её выхода из-под коры, то это заражение было неэффективно. Это связано с низкой потенциальной плодовитостью, предположительно из-за недостаточности дополнительного питания, и быстрой гибелью жуков в условиях лабораторного эксперимента.

По результатам нашего исследования в природных условиях Подмосковья продолжительность развития *T. seitneri* составляет 32–37 дней, в лабораторных условиях при температуре 24°C – 30–68 дней. Анализ ранее опубликованных данных показал, что продолжительность развития *T. seitneri* составляет 35–47 дней (табл. 3).

По результатам лабораторного эксперимента было показано, что после зимовки *T. seitneri* не имеет зрелых яиц. Для формирования яиц *T. seitneri* необходимо дополнительное питание. После питания в течение трех-четырех дней в брюшке самки содержится в среднем 3 яйца. По данным Гречкина (1949), через 4 дня после выхода из жука в самке содержится в среднем 20 зрелых яиц.

Личинка на первых стадиях развивается медленно, поэтому короед после заражения *T. seitneri* успевает произвести первую яйцекладку (Thalenhorst, 1949; Коломиец, Богданова, 1980). Согласно исследованиям Thalenhorst (1949) количество яиц, отложенных короедом-типографом, уменьшается на 30%, однако численность вредителя не снижается. В результате уменьшения плотности популяции короеда, условия питания личинок улучшаются, снижается напряжённость внутривидовых отношений. Внутривидовая конкуренция является одним из основных факторов смертности личинок короеда-типографа. По данным Маслова (2010), в результате внутривидовой конкуренции гибнет 39–63% личинок типографа.

В ранее опубликованных исследованиях показано, что самки короеда, зараженные *T. seitneri*, погибают примерно через 10 дней после нападения, находясь к этому времени в конце материнского хода (Bouček et al., 1953; Kolubajiv, 1954). Однако по данным Seitner (1924), самки жука погибают примерно через четыре недели.

По нашим наблюдениям короед-типограф сохраняет подвижность во время эмбриональной и личиночных стадий развития *T. seitneri*. Также обнаружено, что иногда пораженная самка короеда проделывает маточный ход 1.5–2 см и погибает, не успев отложить яйца. Личинки паразитоида были обнаружены в малоподвижных жуках и в жуках из феромонных ловушек. Учитывая сроки развития личинок паразитоида (табл. 3), можно предположить, что зараженные жуки способны летать в течение примерно 20 дней с момента заражения.

Полученные результаты показали низкую потенциальную плодовитость паразитоида в условиях лабораторного эксперимента. Низкая плодовитость предположительно связана с недостаточностью дополнительного питания, необходимого самкам после зимовки. В наших опытах это было, возможно, обусловлено коротким периодом подкормки или несовершенством её состава. В исследованиях Seitner (1924) описан случай питания самки *T. seitneri* гемолимфой короеда-типографа. После того как самка извлекла яйцеклад из тела короеда, на месте укола появилась небольшая капля жидкости из полости тела, которую она слизала. Дополнительное питание самок каплями гемолимфы отмечено для многих видов паразитических перепончатокрылых (Викторов, 1976).

Развитие *T. seitneri* зависит от жизнеспособности жука. В лабораторных условиях при наличии благоприятных условий для содержания имаго короеда-типографа, паразитоид будет успешно развиваться.

При определении эффективности паразитирования надо учитывать тот факт, что часть жуков короеда-типографа зимует под корой, часть – в лесной подстилке. Появле-

ние типографа весной растянуто и зависит от температуры. Согласно ранее опубликованным данным, лёт *T. seitneri* начинается раньше, чем лёт короеда-типографа (Гириц, 1975; Faccoli, 2000). Это время необходимо для созревания яиц паразитоида перед тем, как короед-типограф начнет активно заселять деревья. По данным Гирица (1975), лёт *T. seitneri* начинается при среднесуточной температуре 8.8°C. Лёт короеда-типографа начинается при среднесуточной температуре 11.8°C (Валента, 1972), а выход из-под коры — при температуре под корой не ниже 12°C (Ohnesorge, 1955). Температура воздуха в день начала лёта должна подняться до 18°C и более, а температура подстилки, где зимуют жуки, — до 8°C и выше (Маслов, 2010).

Заражение короеда-типографа паразитоидом *T. seitneri* более эффективно во второй половине лета, паразитоид в это время имеет более высокую потенциальную плодовитость, а молодые жуки короеда-типографа до прохождения дополнительного питания остаются неполовозрелыми. В этом случае зараженные жуки погибают под корой деревьев, где происходит дополнительное питание. В 2013 г. 36% жуков короеда-типографа первого поколения погибло от *T. seitneri*, осенью этого же года под корой было заражено 90% жуков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Валента В.Т. 1972. Применение фенологических индикаторов в изучении стволовых вредителей сосны и ели. В кн: Тавровский В.А. (ред.). Вопросы индикационной фенологии и фенологического прогнозирования. Ленинград, 27–31. [Valenta V.T. 1972. Primenenie fenologicheskikh indikatorov v izuchenii stvolovykh vreditel'ei sosny i eli. V kn: Tavrovskii V.A. (red.). Voprosy indikatsionnoi fenologii i fenologicheskogo prognozirovaniya. Leningrad, 27–31. (in Russian)]
- Викторов Г.А. 1976. Экология паразитов - энтомофагов. Москва, Наука, 152 с. [Viktorov G.A. 1976. Eh-kologiya parazitov - ehntomofagov. Moskva, Nauka, 152 pp. (in Russian)].
- Гириц А.А. 1975. Основы биологической борьбы с короедом-типографом (*Ips typographus* L., Coleoptera, Ipsidae). Львов, Издательство «Вища школа», 154 с. [Girits A.A. 1975. Osnovy biologicheskoi bor'by s koroedom-tipografom (*Ips typographus* L., Coleoptera, Ipsidae). L'vov, Izdatel'stvo «Vishcha shkola», 154 pp. (in Russian)]
- Гниненко Ю.И., Чилахсаева Е.А., Хегай И.В. 2014. Жукоед *Tomicobia seitneri* (Hymenoptera, Pteromalidae) – паразитоид короеда типографа. Защита растений и экологическая устойчивость агробиоценозов: матер. междунар. научной конф., Алматы, 53–54. [Gninenko YU.I., Chilakhsaeva E.A., Khagai I.V. 2014. Zhukoed *Tomicobia seitneri* (Hymenoptera, Pteromalidae) – parazitoid koroeda tipografa. Zashchita rastenii i ehkologicheskaya ustoichivost' agrobiotsenozov: mater. mezhdunar. nauchnoi konf., Almaty, 53–54. (in Russian)]
- Гречкин В.П. 1949. Биологические методы борьбы с вторичными вредителями леса. Результаты работ ВНИИЛМ за 1941–1945, Москва–Ленинград, вып. 27, 52–58. [Grechkin V.P. 1949. Biologicheskie metody bor'by s vtorichnymi vreditelyami lesa. Rezul'taty rabot VNIILM za 1941–1945, Moskva–Leningrad, Vol. 27, 52–58. (in Russian)]
- Коломиец Н.Г., Богданова Д.А. 1980. Паразиты и хищники ксилофагов Сибири. Новосибирск, Наука, 278 с. [Kolomiets N.G., Bogdanova D.A. 1980. Parazity i khishchniki ksilofagov Sibiri. Novosibirsk, Nauka, 278 pp. (in Russian)]
- Маслов А.Д. 2010. Короед-типограф и усыхание еловых лесов. Москва, ВНИИЛМ, 138 с. [Maslov A.D. 2010. Koroed-tipograf i usykhaniye elovykh lesov. Moskva, VNIILM, 138 pp. (in Russian)]
- Хегай И.В., Чилахсаева Е.А. 2014. Энтомофаги короеда-типографа в его очагах Московской области. Совет ботанических садов стран СНГ при международной ассоциации академий наук. Информационный бюллетень 2 (25): 63–64. [Khagai I.V., Chilakhsaeva E.A. 2014. Ehntomofagi koroeda-tipografa v ego ochagakh Moskovskoi oblasti. Sovet botanicheskikh sadov stran SNG pri mezhdunarodnoi assotsiatsii akademii nauk. Informatsionnyi byulleten' 2 (25): 63–64. (in Russian)]
- Bouček Z., Pálpán J., Šedivý J. 1953. Poznámky o blanokřídlých cizopasnících kůrovce smrkového, *Ips typographus* L. v ČSR. Zoologické a entomologické listy 2 (16): 145–158.

- Faccoli M. 2000. Osservazioni bio-ecologiche relative a *Tomicobia seitneri* (Ruschka) (Hymenoptera Pteromalidae), un parassitoide di *Ips typographus* (L.) (Coleoptera Scolytidae). *Frustula Entomol.* 23: 47–55.
- Georgiev G., Takov D. 2005. Impact of *Tomicobia seitneri* (Ruschka) (Hymenoptera: Pteromalidae) and *Ropalophorus clavicornis* (Wesmael) (Hymenoptera: Braconidae) on *Ips typographus* (Linnaeus) (Coleoptera: Scolytidae) populations in Bulgaria. *Forest Science* 4: 61–68.
- Hedqvist K.J. 1963. Die Feinde der Borkenkäfer in Schweden. I. Erzwespen (Chalcidoidea). *Studia Forestalia Suecica* 11: 113–115.
- Kolubajiv S. 1954. Užitečný hmyz a jeho význam pro ochranu lesa. Praha, SZN, 86 pp.
- Noyes J.S. 2019. Universal Chalcidoidea Database. World Wide Web electronic publication. Режим доступа: <http://www.nhm.ac.uk/chalcidoids> (март 2019)
- Ohnesorge B. 1955. Waldschaden durch Kafer. Sammelreferat über die Bull. Entomol. Aus der Abteilung Schädlingsbekämpfung der Nieders. Forstl. Versuchsanstalt, Göttingen Forstarchiv 26 (12): 274–283.
- Sachtleben V.H. 1952. Die parasitischen Hymenopteren des Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. Beiträge zur Entomologie 2: 175–179.
- Seitner M. 1924. Beobachtungen und Erfahrungen aus dem Auftreten des achtzähligen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. in Oberösterreich und Steiermark in den Jahren 1921 bis einschl. 1923. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen* 50 (1/3): 2–23.
- Thalenhorst W. 1949. Über die Bedeutung dreier Chalcidier-Arten (Hym.) als Borkenkäfer-Parasiten. *Entomon. Internationale Zeitschrift für die Gesamte Insektenkunde*, München, Bd. 1, H. 9, 194–198.
- Wegensteiner R., Tkaczuk C., Kenis M., Papierok B. 2017. Occurrence of *Tomicobia seitneri* (Hymenoptera: Pteromalidae) and *Ropalophorus clavicornis* (Hymenoptera: Braconidae) in *Ips typographus* adults (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) from Austria, Poland and France. *Biologia* 72 (7): 807–813. <https://doi.org/10.1515/biolog-2017-0085>

BIOLOGICAL TRAITS OF THE PARASITOID *TOMICOBIA SEITNERI* (HYMENOPTERA: PTEROMALIDAE) IN SPRUCE FORESTS OF MOSCOW PROVINCE

E. A. Chilakhsaeva, I. V. Khegah

Keywords: *Tomicobia seitneri*, *Ips typographus*, parasitoid, laboratory insect culture, biological control

SUMMARY

Some biological traits of *Tomicobia seitneri* (Ruschka, 1924), parasitoid of the spruce bark beetle *Ips typographus* L., 1758, were studied. Fraction of parasitized bark beetles is usually higher in the second half of summer. *Tomicobia seitneri* possesses two generations per year, and its complete development in the natural conditions of Moscow Province lasts for 32–37 days while under laboratory conditions at 24°C it takes 30–68 days to develop from an egg to adult. The analysis of pheromone traps demonstrated that the infested spruce bark beetle *I. typographus* is able to fly for at least about 20 days after being parasitized by *T. seitneri*. Life expectancy of the infested beetles and fertility of females *T. seitneri* under laboratory and natural conditions differ and most likely depend on their nutritional conditions. After end-of-the-winter emergence from the bark, *T. seitneri* females have no mature eggs. After additional feeding for 3–4 days, females contain 3 eggs on average. The average number of eggs in females collected at the beginning of *I. typographus* flight is $3 (3.34 \pm 3.61, n = 32)$. In mid-summer, females with a large number of eggs are predominant whereas females without eggs are rare (average 20.16 ± 6.81 eggs, minimum – 1 egg, maximum – 38 eggs, $n = 114$). To rear *T. seitneri* under laboratory conditions successfully, it is necessary to create favorable conditions for the development of their bark beetle host. The article contains information about the detected forms of larvae of *T. seitneri*.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ СТАТЕЙ ЗА 2021 Г. (ТОМ 55)

	№	Стр.
Агасой В. В. К особенностям развития куколочной фазы слепней (Diptera, Tabanidae) северо-запада России	1	63
Агасой В. В. Морфологические особенности прегенитальных и генитальных сегментов самцов слепней (Diptera, Tabanidae) группы <i>Hybomitra</i> (s. str.) <i>bimaculata</i> Масq	3	238
Адельшин Р. В. См. Мельникова О. В. и др.	3	204
Адельшин Р. В. См. Мельникова О. В. и др.	5	408
Адельшин Р. В. См. Мельникова О. В. и др.	6	496
Айбулатов С. В. См. Халин А. В. и др.	2	134
Андаев Е. И. См. Мельникова О. В. и др.	3	204
Андаев Е. И. См. Мельникова О. В. и др.	5	408
Андаев Е. И. См. Мельникова О. В. и др.	6	496
Артюшина Ю. С. См. Ермолова Н. В. и др.	5	387
Артюшина Ю. С. См. Котти Б. К. и др.	5	398
Асеева Н. Л., Гордеев И. И. Гельминты малоглазого макруруса <i>Albatrossia ectoralis</i> в северной части Тихого океана: ретроспективный анализ наиболее массовых видов	4	305
Атаев Г. Л., Галактионов К. В. Потери науки Combes Claude (22 июля 1935 г. – 8 июля 2021 г.)	5	435
Атаев Г. Л. См. Прохорова Е. Е.	6	443
Аюгин Н. И. См. Мельникова О. В. и др.	5	408
Бадмажапов М. Г. См. Мельникова О. В. и др.	5	408
Базанова Л. П., Вержуцкий Д. Б. Межпопуляционные различия блох (Siphonaptera) в трансмиссии чумного микроба	5	362
Бамматов Д. М. См. Ермолова Н. В. и др.	5	387
Бамматов Д. М. См. Котти Б. К. и др.	5	398
Бондарюк А. Н. См. Мельникова О. В. и др.	5	408
Бурсаков С. А. Молекулярная диагностика тейлериоза крупного рогатого скота	1	32
Васильева О. Л. См. Корзиков В. А. и др.	2	101
Вержуцкая Ю. А. См. Мельникова О. В. и др.	3	204
Вержуцкая Ю. А. См. Мельникова О. В. и др.	6	496
Вержуцкая Ю. А. См. Никитин А. Я. и др.	2	125
Вержуцкий Д. Б. См. Базанова Л. П.	5	362
Вержуцкий Д. Б. См. Медведев С. Г. и др.	3	179
Вержуцкий Д. Б. См. Медведев С. Г. и др.	6	476
Вершинин Е. А. См. Мельникова О. В. и др.	3	204
Вершинин Е. А. См. Мельникова О. В. и др.	6	496
Во В. К. См. Поршаков А. М. и др.	4	337
Галактионов К. В. См. Атаев Г. Л.	5	435

Гордеев И. И. См. Асеева Н. Л.	4	305
Гордейко Н. С. См. Никитин А. Я. и др.	2	125
Грабарник И. П. См. Корнилова О. А. и др.	6	465
Григорьев М. П. См. Ермолова Н. В. и др.	5	387
Ермолова Н. В., Артющина Ю. С., Лазаренко Е. В., Бамматов Д. М., Григорьев М. П., Климова Л. И., Сурхаев Д. Б., Халидов А. Х. Гостальная приуроченность основного переносчика возбудителя чумы блох <i>Nosopsyllus laeviceps</i> (Siphonaptera) на территории южной части прикаспийского песчаного природного очага чумы	5	387
Ермолова Н. В. См. Котти Б. К. и др.	5	398
Кайгородова И. А. Роль антимикробных пептидов в иммунитете паразитических пиявок (Annelida, Hirudinea)	1	12
Климова Л. И. См. Ермолова Н. В. и др.	5	387
Климова Л. И. См. Котти Б. К. и др.	5	398
Козминский Е. В. Зараженность трематодами моллюсков <i>Littorina obtusata</i> (Gastropoda: Littorinidae), имеющих различный генотип по окраске раковины.	4	287
Кондратьев Е. Н., Корнеев М. Г., Поршаков А. М., Матросов А. Н. Гамазовые клещи гнезд береговой ласточки (<i>Riparia riparia</i> (Linnaeus, 1758)) на территории Саратовской области	4	346
Коралло-Винарская Н. П. См. Корзикив В. А. и др.	2	101
Корзикив В. А., Васильева О. Л., Коралло-Винарская Н. П., Медведев С. Г. Гамазовые клещи (Gamasina), связанные с мелкими наземными позвоночными на юге нечерноземного центра России (Калужская область).	2	101
Корзун В. М. См. Мельникова О. В. и др.	3	204
Корзун В. М. См. Мельникова О. В. и др.	6	496
Корнеев М. Г. См. Кондратьев Е. Н. и др.	4	346
Корнеев М. Г. См. Поршаков А. М. и др.	4	337
Корнилова О. А., Чистякова Л. В., Серёдкин И. В., Грабарник И. П. Эндобионтные инфузории из рубца косули сибирской <i>Capreolus pygargus</i>	6	465
Котти Б. К., Климова Л. И., Ермолова Н. В., Артющина Ю. С., Бамматов Д. М. Блохи (Siphonaptera) грызунов восточно-кавказского высокогорного природного очага чумы	5	398
Котти Б. К. См. Медведев С. Г. и др.	3	179
Котти Б. К. См. Медведев С. Г. и др.	6	476
Лазаренко Е. В. См. Ермолова Н. В. и др.	5	387
Леонович С. А. Строение органа Галлера и систематика иксодовых клещей (семейство Ixodidae) подсемейства Amblyomminae	4	267
Леонович С. А. См. Федоров Д. С.	3	226
Лопатина О. Д. См. Усманова Р. Р. и др.	5	355
Лопатовская К. В. См. Мельникова О. В. и др.	5	408
Лопатовская К. В. См. Мельникова О. В. и др.	6	496
Матросов А. Н. . Кондратьев Е. Н. и др.	4	346
Медведев С. Г., Вержущий Д. Б., Котти Б. К. Разнообразие переносчиков чумы: блохи рода <i>Frontopsylla</i> Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Leptopsyllidae).	6	476
Медведев С. Г. Вержущий Д. Б. Котти Б. К. Разнообразие переносчиков чумы: блохи рода <i>Neopsylla</i> Wagner, 1903 (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae)	3	179
Медведев С. Г. Корзикив В. А. и др.	2	101

Мельникова О. В., Адельшин Р. В., Бадмажапов М. Г., Бондарюк А. Н., Лопатовская К. В., Сидорова Е. А., Трушина Ю. Н., Яковчиц Н. В., Аюгин Н. И., Андаев Е. И. Природно-очаговые инфекции, переносимые клещами: эпизоотологическое обследование Тункинского района республики Бурятия.	5	408
Мельникова О. В., Вершинин Е. А., Вержуцкая Ю. А., Корзун В. М., Адельшин Р. В., Трушина Ю. Н., Андаев Е. И. Многолетний мониторинг системы клещ-возбудитель в природных очагах клещевого энцефалита пригородов Иркутска	3	204
Мельникова О. В., Вершинин Е. А., Корзун В. М., Вержуцкая Ю. А., Яковчиц Н. В., Адельшин Р. В., Трушина Ю. Н., Лопатовская К. В., Андаев Е. И. Активность гемипопуляций имаго таёжного клеща (<i>Ixodes persulcatus</i> Schulze, 1930) в сочетанных природных очагах клещевого энцефалита и иксодовых клещевых боррелиозов южного Прибайкалья	6	496
Морозов И. М. См. Никитин А. Я. и др.	2	125
Нгуен В. Ч. См. Поршаков А. М. и др.	4	337
Никитин А. Я., Вержуцкая Ю. А., Морозов И. М., Гордейко Н. С. Аномалии экзоскелета <i>Ixodes pavlovskyi pavlovskyi</i> (Parasitiformes, Ixodidae)	2	125
Поршаков А. М. См. Кондратьев Е. Н. и др.	4	346
Поршаков А. М., Корнеев М. Г., Чумачкова Е. А., Нгуен В. Ч., Тинх В. Т., Во В. К. Дополнение к фауне блох Вьетнама	4	337
Пржиборо А. А. См. Халин А. В. и др.	2	134
Прохорова Е. Е., Атаев Г. Л. Фибриногенподобные белки гастропод	6	443
Прохорова Е. Е. См. Усманова Р. Р. и др.	5	355
Разыграев А. В. Определение активности каталазы у кровососущих комаров с использованием молибдата аммония и реакционной буферной среды на основе 3-(п-морфолино)пропансульфоновой кислоты	4	318
Разыграев А. В. Различие в распределении зимующих самок кровососущих комаров из родов <i>Culex</i> и <i>Culiseta</i> (Diptera, Culicidae) в привходовых частях пещер: связь с разными требованиями к температуре и влажности воздуха	1	48
Редколлегия. Игорь Андреевич Акимов (1937–2021)	3	261
Редколлегия. Памяти Виталия Александровича Ромашова (1921–2007). К 100-летию со дня рождения	2	174
Серёдкин И. В. См. Корнилова О. А. и др.	6	465
Сидорова Е. А. См. Мельникова О. В. и др.	5	408
Станюкович М. К. См. Юлдашева А. М. и др.	5	423
Сурхаев Д. Б. См. Ермолова Н. В. и др.	5	387
Тинх В. Т. См. Поршаков А. М. и др.	4	337
Токмакова А. С. См. Усманова Р. Р. и др.	5	355
Трушина Ю. Н. См. Мельникова О. В. и др.	3	204
Трушина Ю. Н. См. Мельникова О. В. и др.	5	408
Трушина Ю. Н. См. Мельникова О. В. и др.	6	496
Усманова Р. Р., Токмакова А. С., Лопатина О. Д., Прохорова Е. Е. Генетический полиморфизм трематод <i>Leucochloridium paradoxum</i> на территории Ленинградской области по фрагменту митохондриального гена <i>cox1</i>	5	355
Федоров Д. С. Леонович С. А. Анализ находок и паразито-хозяинные связи иксодового клеща <i>Ixodes trianguliceps birula</i> , 1895 (Ixodidae, Ixodinae) на Северо-Западе России и в соседних европейских странах	3	226
Федорова С. Ж. . См. Юлдашева А. М. и др.	5	423

Халидов А. Х. См. Ермолова Н. В и др.	5	387
Халин А. В., Айбулатов С. В., Пржиборо А. А. Методы сбора двукрылых насекомых комплекса гнуса (Diptera: Culicidae, Simuliidae, Ceratopogonidae, Tabanidae)	2	134
Хегай И. В. См. Чилахсаева Е. А.	6	514
Чилахсаева Е. А., Хегай И. В. Биологические особенности паразитоида <i>Tomicobia seitneri</i> (Hymenoptera: Pteromalidae) в еловых лесах Московской области	6	514
Чистякова Л. В. См. Корнилова О. А. и др.	6	465
Чумачкова Е. А. См. Поршаков А. М. и др.	4	337
Юлдашева А. М., Станюкович М. К., Федорова С. Ж. Гамазовые клещи (Acari: Parasitiformes: Gamasina) грызунов долинно-предгорной зоны Иссык-Кульской котловины (северный Тянь-Шань)	5	423
Яковчиц Н. В. См. Мельникова О. В. и др.	5	408
Яковчиц Н. В. См. Мельникова О. В. и др.	6	496
Anikieva L. V. См. Vysotskaya R. U. и др.	2	91
Ieshko E. P. См. Vysotskaya R. U. и др.	2	91
Kahl O. См. Korenberg E. I.	1	3
Korenberg E. I., Kahl O. Professor Yuri Sergeevich Balashov: Legacy of an outstanding parasitologist	1	3
Krupnova M. Yu. См. Vysotskaya R. U. и др.	2	91
Lebedeva D. I. См. Vysotskaya R. U. и др.	2	91
Pospekhova N. A., Regel K. V. Ultrastructure of the metacestode <i>Aploparaksis shigini</i> Bondarenko et Kontrimavichus, 2006 (Cestoda: Aploparaksidae)	1	73
Regel K. V. См. Pospekhova N. A.	1	73
Vysotskaya R. U., Ieshko E. P., Krupnova M. Yu., Anikieva L. V., Lebedeva D. I. Lysosomal enzymes in adaptive responses of cestodes of the genus <i>Triaenophorus</i>	2	91