

ISSN 0031-1847

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ПАРАЗИТОЛОГИЯ

ТОМ 58

2024

ВЫПУСК 2



СОДЕРЖАНИЕ

Том 58, № 2, 2024

- Phylogenetic relationships of *Mesocestoides* Vaillant, 1863
tetrathyridia from small mammals of eastern Russia and Alaska based on *18s rRNA* gene 91
- Pospekhova N. A., Pereverzeva V. V.,
Dokuchaev N. E., Primak A. A.*
- Сингоспитальность и гостальные связи эриофиоидных клещей
(Acariiformes, Eriophyoidea): таксономический анализ комплексов видов
клещей-галлообразователей на бореальных древесных двудольных 101
- Сухарева С. И., Аристов Д. А., Ганкевич В. Д., Десницкий А. Г.,
Озман-Салливан С. К., Четвериков Ф. Е.*
- Оценка вирулентности изолятов некоторых видов энтомопатогенных
анаморфных аскомицетов (Fungi, Ascomycota) в отношении взрослых особей
клеща *Ixodes persulcatus* 124
- Борисов Б. А., Беснятова Л. А., Леднёв Г. Р.,
Левченко М. В., Бугмырин С. В.*
- Фауна и обилие иксодид (Parasitiformes, Ixodidae) на острове Аскольд
(Приморский край): уникальность, инфицированность патогенами 136
- Никитин А. Я., Зверева Т. В., Вержуцкая Ю. А., Кайсарова Н. А.,
Солодка Н. С., Сафонова Н. В., Гордейко Н. С., Андаев Е. И.,
Колесникова В. Ю., Балахонов С. В.*
- Морфологические основы трех классификаций
отряда блох (Insecta, Siphonaptera) 147
- Медведев С. Г.*
- VII Съезд Паразитологического общества:
Итоги и актуальные задачи (Петрозаводск, 16–20 октября 2023 г.) 169
- Иешко Е. П., Бугмырин С. В.,
Матвеева Е. М., Яковлева Г. А.*

CONTENTS

Vol. 58, № 2, 2024

- Phylogenetic relationships of *Mesocestoides* Vaillant, 1863 tetrathyridia
from small mammals of eastern Russia and Alaska based on *18s rRNA* gene 91
- Pospekhova N. A., Pereverzeva V. V.,
Dokuchaev N. E., Primak A. A.*
- Synhospitality of eriophyoid mites (Acariformes, Eriophyoidea):
taxonomic analysis of gall-forming mite species complexes
on boreal woody dicotyledons 101
- Sukhareva S. I., Aristov D. A., Gankevich V. D., Desnitskiy A. G.,
Ozman-Sullivan S. K., Chetverikov P. E.*
- Evaluation of virulence of isolates of certain species
of Entomopathogenic anamorphic ascomycetes (Fungi: Ascomycota)
in relation to adult individuals of the tick *Ixodes persulcatus* 124
- Borisov B. A., Bespyatova L. A., Lednev G. R.,
Levchenko M. V., Bugmyrin S. V.*
- Fauna and abundance of ixodids (Parasitiformes, Ixodidae)
on Askold island (Primorsky krai): uniqueness, infection with pathogens 136
- Nikitin A. Ja., Zvereva T. V., Verzhuckaja Ju. A., Kajsarova N. A.,
Solodkaja N. S., Safonova N. V., Gordejko N. S., Andaev E. I.,
Kolesnikova V. Yu., Balahonov S. V.*
- Morphological basis of the three classifications
of the order of fleas (Insecta, Siphonaptera) 147
- Medvedev S. G.*
- VII Congress of the Society of parasitologists:
current results and challenges (16–20 October, 2023. Petrozavodsk) 169
- Ieshko E. P., Bugmyrin S. V.,
Matveeva E. M., Yakovleva G. A.*

УДК 576.895.121:599.323+599.363

**PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS OF *MESOCESTOIDES*
VAILLANT, 1863 TETRATHYRIDIA FROM SMALL MAMMALS
OF EASTERN RUSSIA AND ALASKA BASED ON *18S rRNA* GENE**

© 2024 N. A. Pospekhova^{a, *}, V. V. Pereverzeva^a,
N. E. Dokuchaev^a, A. A. Primak^a

^a Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch
of the Russian Academy of Sciences,
Magadan, 685000 Russia

*e-mail: posna@ibpn.ru

Received October 05, 2023

Revised January 01, 2024

Accepted January 12, 2024

A fragment of 875 bp of the *18S rRNA* gene was studied in 12 samples of *Mesocestoides* tetrathyridia from small mammals of 7 species collected in geographically distant localities. Five haplotypes were identified, differing from each other by 27 nucleotide substitutions in 24 sites. It has been found that the *18S rRNA* haplotypes belong to two genetically distinct haplogroups. Molecular diversity indices were calculated for each of them. The conducted analysis allowed to suggest the following: 1) *Mesocestoides* sp. haplogroups A and B belong to two different species, but do not belong to any of the confirmed species of the genus; 2) the deletion of bp 729–747 and the insertion at site 761 of guanine can be regarded as a genetic marker for the species *Mesocestoides litteratus*.

Keywords: *Mesocestoides*, tetrathyridium, insectivores, rodents, *18S rRNA*, phylogenetic analysis, genetic marker

DOI: 10.31857/S0031184724020017, **EDN:** YPSABZ

The metacestode stage (tetrathyridium) of cestodes of the genus *Mesocestoides*, widespread parasites of predatory mammals, has no clear morphological characteristics that diagnostics usually relies on (in particular, there is no proboscis) (Kozlov, 1978; Dokuchaev, Gulyaev, 2004; Konyaev et al., 2011; Zaleśny, Hildebrand, 2012; Tokiwa et al., 2014).

It is not uncommon to find larval stages of *Mesocestoides* sp. in rodents, or *M. lineatus* in carnivorous mammals in the East of Russia (Gubanov, 1964; Gubanov, Fedorov, 1970; Domnich, 1985; Odnokurtsev, 2015). In addition, *M. kirbyi* Chandler, 1944 (Domnich, Obushenkov, 1983) and *M. paucitesticularis* (Konyaev et al., 2011) were recorded in this territory, and tetrathyridia that may belong to *M. kirbyi*, or *M. perlatus* (Goeze, 1782) were found in shrews from the Northern Okhotsk region and Chukotka (Dokuchaev, Gulyaev, 2004).

The first attempt to study the *Mesocestoides* tetrathyridia from Magadan region performed by molecular genetic methods (Pospekhova et al., 2018) had made it possible to outline some phylogenetic relationships within the genus. The subsequent work, based on the variability of the *12S rRNA* gene fragment in *Mesocestoides* sp. (Pospekhova et al., 2023) suggested that none of the studied samples of tetrathyridia from insectivores and rodents belong to any of the confirmed species of the genus, namely *M. lineatus* (Goeze, 1782), *M. litteratus* (Batsch, 1786), *M. canislagopodis* (Rudolphi, 1810) (Krabbe 1865), *M. corti* (Hoepli 1925) (= *M. vogae*) (Etges 1991)) и *M. melesi* Yanchev and Petrov 1985 (Yanchev, 1986; Gubány, Eszterbauer, 1998; Nickisch-Roseneck et al., 1999; Padgett, Boyce, 2005; Literák et al., 2006; Hřekova et al., 2011; Skírnisson et al., 2016; Bajer et al., 2020).

The purpose of this work was to determine the nucleotide sequences of the *18S rRNA* nuclear gene fragment in tetrathyridia from 7 species of small mammals in the East of Russia and Alaska (USA) and to perform a preliminary analysis of the relationships between the haplotypes of the studied *Mesocestoides* with each other, and also with the data available in GenBank.

MATERIALS AND METHODS

Tetrathyridia samples were obtained as a result of theriological studies of rodents and insectivores conducted by N.E. Dokuchaev in 2002–2019; small mammal collection sites are shown in Fig. 1 and Table 1.



Figure 1. Collection sites for intermediate hosts of *Mesocestoides*. The numbers correspond to the sample numbers from Table 1.

Table 1. *Mesocestoides* tetrathyridia specimens used in this work

Sample number	Haplotypes	Host	Location	GenBank number
11	Mes18S_1	<i>Clethrionomys rutilus</i>	Kulu settlement, Magadan region	MK634547
12	Mes18S_1	<i>Sorex isodon</i>	Bolshoy Shantar Island, Khabarovsk Territory	MK634546
13	Mes18S_1	<i>Craseomys rufocanus</i>	Bolshoy Shantar Island, Khabarovsk Territory	MK634544
28	Mes18S_4	<i>Craseomys rufocanus</i>	Umara river floodplain, Magadan region	MN031874
47	Mes18S_3	<i>Micromys minutus</i>	Georgievka village Khabarovsk Territory	OP161928
48	Mes18S_1	<i>Craseomys rufocanus</i>	Umara river floodplain, Magadan region	OP161977
49	Mes18S_5	<i>Sorex cinereus</i>	Fairbanks, Alaska, USA	OP161923
50	Mes18S_1	<i>Sorex caecutiens</i>	«Contact» station, Magadan region	OP161924
51	Mes18S_2	<i>Craseomys rufocanus</i>	Nedorazumenia island, Magadan region	OP161926
52	Mes18S_1	<i>Sorex caecutiens</i>	Yakutsk, Republic of Sakha (Yakutia)	OP161922
53	Mes18S_1	<i>Sorex tundrensis</i>	Yakutsk, Republic of Sakha (Yakutia)	OP161927
54	Mes18S_2	<i>Sorex caecutiens</i>	Duckcha river floodplane, Magadan region	OP161921

Notes. Gathering locations, sample numbers and GenBank numbers are shown.

The work used samples of tetrathyridia from 4 species of shrews of the order Eulipotyphla (Insectivores), and three species of rodents (Rodentia). The localization of tetrathyridia is somewhat different in different hosts. According to our observations, in shrews they are more often located in the liver and the large lymphoid organ; in rodents, in the body cavity.

Some *Mesocestoides* host names that we previously contributed to GenBank (*Myodes rutilus* and *M. rufocanus*) do not correspond to the current classification system, thus, in the text we use the names *Clethrionomys rutilus* and *Craseomys rufocanus*, respectively (Kryštufek, Shenbrot, 2022).

Before DNA extraction from alcohol-fixed material, tetrathyridia with tissue localization were freed from cysts and washed in alcohol of the same concentration.

Isolation and purification of total DNA was carried out using the phenol-chloroform method (Sambrook et al., 1989). Amplification of 875 base pairs (bp) (131–1005 bp from the beginning of the gene) of the *18S rRNA* gene fragment was carried out using newly designed primers Micr18SL61 gcc ttg ata cgg tga aac cgc gaa tgg (61–89 bp from the start of the gene) and Micr18SR14028 caa tct gtc aat cct cat agt gtc cgg cc (1428–1456 bp from the start of the gene). Polymerase chain reaction conditions followed the protocol of Literak et al., 2004: denaturing step 94°C – 5 min; then 40 cycles: 94°C – 1 min, 52°C – 1 min, 72°C – 2 min; final stage 72°C – 7 min. The amplified sections of nuclear DNA were purified and prepared for sequencing according to standard methods

using the Diatom™ DNA Clean-Up reagent kit from Isogen Laboratory. The structure of the nucleotide sequence of the *18S rRNA* gene was determined from 131 bp from the beginning of the gene using the Micr18SL61 primer according to the standard method using Big Dye Terminator DNA cyclic sequencing kits (Applied Biosystems, v. 3.1) and an ABI Prism 3500xL genetic analyzer (Applied Biosystems, USA). The *18S rRNA* gene fragment was mapped relative to the complete nucleotide sequence of this gene in *Mesocestoides corti* GenBank No. AF286984 (Olson et al., 2001). Haplotypes of the *18S rRNA* gene fragment of the studied samples of *Mesocestoides* sp. were assigned the abbreviation Mes18S.

For phylogenetic analysis of the obtained nucleotide sequences of the *18S rRNA* gene, information about the corresponding fragment of this gene from samples belonging to the genus *Mesocestoides* was taken from GenBank (Table 2).

Table 2. Nucleotide sequences of *18S rRNA* taken for comparison from GenBank

Cestode species	GenBank number, author	Country	Host
<i>M. corti</i>	GU442130 (Piseddu et al., unpublished)	Italy	<i>Canis familiaris</i>
<i>M. corti</i>	AF286984 (Olson et al., 2001)	Switzerland	laboratory mouse
<i>M. litteratus</i>	JN088190 (Zalesny, Hildebrand, 2012)	Poland	<i>Myodes glareolus</i>
<i>M. litteratus</i>	MN512711 (Bayer et al., 2020)	Poland	<i>Vulpes vulpes</i>
<i>M. litteratus</i>	MN512709 (Bayer et al., 2020)	Poland	<i>Vulpes vulpes</i>
<i>M. melesi</i>	MN401346 (Bayer et al., 2020)	Poland	<i>Meles meles</i>
<i>M. melesi</i>	MN401347 (Bayer et al., 2020)	Poland	<i>Myodes glareolus</i>
<i>Mesocestoides</i> sp.	EF095248 (Waeschenbach et al., 2007)	Bulgaria	<i>Apodemus agrarius</i>
<i>Mesocestoides</i> sp.	AF119678 (Crosbie et al., 2000)	USA	<i>Canis latrans</i>

The dendrogram of *18S rRNA* gene haplotypes was constructed using the maximum likelihood (ML) method based on the Kimura biparametric distance model selected using the Bayesian information criterion. The stability of branch nodes was assessed using the bootstrap method (500 iterations).

Some of the data taken for comparison in GenBank had identical sequences; to simplify the structure of the ML-phylogenetic tree, we included in the analysis only one sequence from a number of identical ones.

The nucleotide sequence of the corresponding fragment of the *18S rRNA* gene GQ260092 of *Echinococcus granulosus* (Jia, Yan, 2009, unpublished) was used as an outgroup.

Genetic data analysis was carried out using MEGA software packages 10.0.2.74 (Tamura et al., 2013) and ARLEQUIN ver. 3.5 (Excoffier et al., 2005).

RESULTS AND DISCUSSION

Characteristics of nucleotide sequences of Mes18S_1-Mes18S_5 haplotypes of the *18S rRNA* gene fragment of *Mesocestoides* sp.

The 875 bp fragment of the *18S rRNA* gene was sequenced for twelve samples of *Mesocestoides* sp. (Table 1). Five Mes18S haplotypes were identified. Among them, we detected 27 nucleotide substitutions (ns) at 24 sites (Fig. 2).

		2222444456	6777777888	8888	
		3344025514	7123444114	4448	
		0779912782	3191259175	6784	HAPLOGROUP
MK634544	Mes18S_1	AAATGGGGCG	AGATTATGTG	TCAG	A
OP161926	Mes18S_2	CGGC....A.	G.GCCGC.CA	CTG.	B
OP161928	Mes18S_3C	A
MN031874	Mes18S_4CTAA.A	.T.....A..	...T	A
OP161923	Mes18S_5	CGGCT...A.	GCGCCGC.CA	CTG.	B

Figure 2. Haplotypes Mes18S_1– Mes18S_5 of the *18S rRNA* gene fragment of *Mesocestoides* sp. Substitution sites are shown relative to the Mes18S_1 nucleotide sequence from the beginning of the *18S rRNA* gene.

The Mes18s_1 haplotype included 7 nucleotide sequences (MK634544, MK634546, MK634547, OP161922, OP161924, OP161927, OP161977) and Mes18s_2 included two sequences (OP161921 and OP161926), however, to simplify the analysis we used only one of identical sequences (for Mes18s_1 – MK634544, for Mes18s_2 – OP161926).

The number and type of ns indicate the presence of two haplogroups within the studied nucleotide sequences groups A (haplotypes Mes18S_1, Mes18S_3, Mes18S_4) and B (Mes18S_2, Mes18S_5). The presence of two haplogroups is a consequence of the high level of polymorphism in the nucleotide sequence of the *18S rRNA* gene fragment in the general sample of *Mesocestoides* spp. In the haplogroup A, 8 polymorphic sites were identified (Fig. 2, Table 3). Mes18S_1 variant was predominant among the identified haplotypes, both within haplogroup A and in the general sample. It was found in samples from hosts belonging to different systematic groups (*Clethrionomys rutilus*, *Craseomys rufocanus*, *Sorex caecutiens*, *S.isodon*, *S.tundrensis*) with different levels of metabolism, and collected in geographically distant localities (Magadan region, Khabarovsk region and Yakutia) (Fig. 1, Table 1).

Haplogroup B is represented by two haplotypes Mes18S_2 and Mes18S_5, differing from each other by two transversions. Haplotype Mes18S_2 was the second in the proportion of identified nucleotide sequences; it was found in specimens parasitizing *C. rufocanus* and *S. caecutiens* from Magadan region. Haplotype Mes18S_5 was found in a specimen from alaskan *S. cinereus* (Table 1).

The total number of polymorphic sites in haplogroups A and B was 24. Taking into account all mutations in both haplogroups, haplogroup A differed from haplogroup B by 21 transitions and 6 transversions (Fig. 2).

Nucleotide diversity (π) and the average number of pairwise differences between haplotypes (P_i) are higher in haplogroup A than in haplogroup B. At the same time, haplotype diversity (h) is higher in group B (Table 3).

The genetic distance (pairwise F_{st}) between haplogroups A and B calculated by the pairwise differentiation method is 0.89583. The degree of genetic differences reliability ($p_{F_{st}} = 0.00901 \pm 0.0091$) is less than 0.05, which indicates the genetic isolation of the nucleotide sequences of these haplogroups.

Table 3. Characteristics of Mes18s_1–Mes18s_5 haplotypes of the 18S rRNA gene fragment of *Mesocestoides* sp.

Haplogroup	Haplotype	Sample share		N	n/m	k	Substitution share		Molecular diversity indices		
		Haplotype	Haplogroup				Transition	Transversion	$\pi \pm sd$	$h \pm sd$	$Pi \pm sd$
A	Mes18s_1	0.5833		9	10/8	3	0.500	0.500	0.0023 ± 0.0016	0.4167 ± 0.1907	1.9722 ± 1.2272
	Mes18s_3	0.0833	0.7500								
	Mes18s_4	0.0833									
B	Mes18s_2	0.1667	0.2500	3	2/2	2	0	1.00	0.0015 ± 0.0016	0.6667 ± 0.3143	1.3333 ± 1.0983
	Mes18s_5	0.0833									
Substitutions between haplogroups A and B					27/24	–	0.7779	0.2222	–	–	–
General sample				12	27/24	5	0.7779	0.2222	0.0095 ± 0.0053	0.6667 ± 0.1409	8.3333 ± 4.1537

Notes. N – sample size, n – number of substitutions, m – number of polymorphic sites, k – number of haplotypes in the sample, π – nucleotide diversity, h – haplotype diversity, Pi – average number of pairwise differences between haplotypes, sd – standard deviation, “–” – data is not calculated.

Phylogenetic relationships among *Mesocestoides*

Phylogenetic relationships within *Mesocestoides* spp. are presented in Fig. 3.

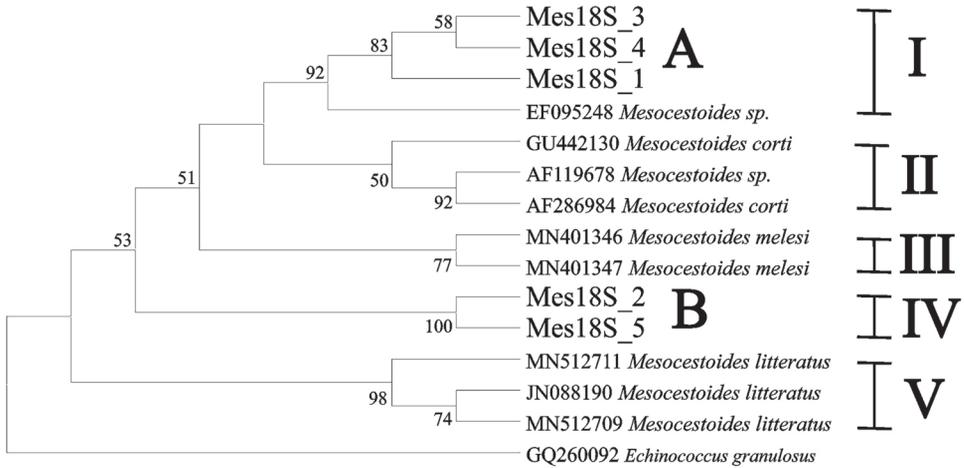


Figure 3. ML-phylogenetic tree constructed based on data on the variability of the nucleotide sequence of the studied haplotypes of the 18S rRNA gene fragment of *Mesocestoides* sp. and data from GenBank. The nodes indicate bootstrap indices ($\geq 50\%$).

Five clades have been identified in the ML-phylogenetic tree of *Mesocestoides* spp. Clade I includes nucleotide sequences of the haplogroup A and EF095248 *Mesocestoides* sp. (Waeschenbach et al., 2007). Clade II contains the nucleotide sequences of *M. corti*: GU442130 (Pisceddu et al., unpublished), AF286984 (Olson et al., 2001) and *Mesocestoides* sp. AF119678 (Crosbie et al., 2000). It can be assumed that the nucleotide sequences of the 18S rRNA gene fragment of the same *Mesocestoides* species representatives have a sufficiently similar structure to form subclades with statistically significant bootstrap indices on the branches of the ML phylogenetic tree. Therefore, it is possible, that AF119678 *Mesocestoides* sp. (Crosbie et al., 2000), which forms clade II together with AF286984 and GU442130, belongs to the species *Mesocestoides corti*. In addition, haplotype MK239661 (Heneberg et al., 2019) of *Mesocestoides* sp. has the same nucleotide sequence with GU442130, and AF119678 *Mesocestoides* sp. is identical to AF286984, AF119688-AF119690, which also allows us to classify these samples of *Mesocestoides* sp. as *M. corti*.

Clade III is formed by the nucleotide sequences of *M. melesi*. The MN401346 variant is identical to MN401345 and MN512707 (Bayer et al., 2020). Haplotype MN401347 differs from these nucleotide sequences by four transitions and five transversions.

Haplotypes of haplogroup B form clade IV with a bootstrap index of 100%. This indicates the genetic isolation of samples Mes18S_2 and Mes18S_5 from other nucleotide sequences. It should be emphasized that haplogroup B contains samples from remote habitats - from the vicinity of Magadan and Fairbanks (USA).

Information about 16 nucleotide sequences of the *18S rRNA* gene of the species *Mesocestoides litteratus* was taken from the electronic database for phylogenetic analysis. These sequences form clade V, represented on the ML phylogenetic tree by three haplotypes. When comparing all analyzed nucleotide sequences in the MEGA software package, it was found that only representatives of *M. litteratus* have a deletion of 729–747 bp and an insertion of guanine at the 761 site. The results obtained suggest that the 729–747 bp segment of the rRNA nucleotide sequence does not significantly affect either the structure or functional activity of ribosomes. Perhaps the identified deletion and insertion can claim to be a genetic marker for the species *M. litteratus*.

The location of haplogroups A and B on the ML–phylogenetic tree and the significant difference between the nucleotide sequences of the haplotypes of these phylogroups allow us to assume that *Mesocestoides* sp., having haplotypes Mes18S_1, Mes18S_3 and Mes18S_4, belong to one species, and Mes18S_2 and Mes18S_5 to another.

As long as the *Mesocestoides* samples taken from GenBank correspond to the declared species, the data obtained as a result of genetic analysis (nucleotide substitutions, molecular diversity indices, topology of subclades on the ML phylogenetic tree) indicate that the tetrathyridia *Mesocestoides* sp. from our study do not belong to the species *M. corti*, *M. melesi* and *M. litteratus*. For two other confirmed species (*M. canislagopodis* and *M. lineatus*), there is no comparative material on *18S rRNA* in GenBank, however, taking into account the results of our previous works (Pospekhova et al., 2018, 2023), there is a high probability that the studied samples of tetrathyridia from intermediate hosts of Eastern Russia and Alaska (USA) do not belong to any of the five confirmed *Mesocestoides* species.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank the reviewers for their constructive and friendly comments, as well as Tatyana Sokolikova (Magadan, Russia) for proofreading the text.

FUNDING

The study was carried out in the course of fulfilling a state assignment on the topics: “Helminths in the biocenoses of North–East Asia: biodiversity, morphology and molecular phylogenetics”, registration No. 1021060307693-0 and “Mammals of the Arctic and Subarctic: structure and dynamics of communities, conservation problems”, State registration No. AAAA-A18-118010990006-3 (Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences). No additional grants to carry out or direct this particular research were obtained.

ETHICS APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

No humans or live animals were used in this work. The work used alcohol-fixed samples from the helminthological collection of our institute.

CONFLICT OF INTEREST

The authors of this work declare that they have no conflicts of interest.

REFERENCES

- Bajer A., Alsarraf M., Dwuznik D., Mierzejewska E. J., Kolodziej-Sobocinska M., Behnke-Borowczyk J., Banasiak L., Grzybek M., Tolkacz K., Kartawik N., Stanczak L., Opalinska P., Krokowska-Paluszak M., Gorecki G., Alsarraf M., Behnke J.M. 2020. Rodents as intermediate hosts of cestode parasites of mammalian carnivores and birds of prey in Poland, with the first data on the life-cycle of *Mesocestoides melesi*. *Parasit & Vectors* 13: 95. <https://doi.org/10.1186/s13071-020-3961-2>
- Crosbie P.R., Nadler S.A., Platzer E.G., Kerner C., Mariaux J., Boyce W.M. 2000. Molecular systematics of *Mesocestoides* spp. (Cestoda: Mesocestoididae) from domestic dogs (*Canis familiaris*) and coyotes (*Canis latrans*). *Journal of Parasitology* 86: 350–357. [https://doi.org/10.1645/0022-3395\(2000\)086\[0350:MSOMSC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1645/0022-3395(2000)086[0350:MSOMSC]2.0.CO;2)
- Dokuchaev N.E., Gulyaev V.D. 2004. Zemleroiki-burozubki (*Sorex*, Insectivora) kak paratenicheskie khozyaeva tsestod roda *Mesocestoides*. *Terilogicheskie issledovaniya* 5: 135–138. [In Russian].
- Domnich I. F. 1985. Helminth fauna of terrestrial mammals of the Magadan region (fauna, life cycles, ecology). Abstract. dis. ... cand. biol. Sci. Moscow, 15 pp. [In Russian].
- Domnich I.F., Obushenkov I.N. 1983. Helminth fauna of predatory mammals of North-East Asia. Dep. manuscript No. 3624-83, IBPN FESC of the USSR Academy of Sciences. 17 pp.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. 2005. Arlequin ver. 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1: 47–50.
- Gubanov N.M. 1964. Helminth fauna of commercial mammals of Yakutia. Moscow, Nauka, 165 pp. [In Russian].
- Gubanov N.M., Fedorov K.P. 1970. Fauna gelmintov myshevidnykh gryzunov Yakutii. *Fauna Sibiri*. Novosibirsk, Nauka, 18–47. [In Russian].
- Gubány A., Eszterbauer E. 1998. Morphological investigation of *Mesocestoides* (Cestoda, Mesocestoididae) species parasitizing *Vulpes vulpes* in Hungary. *Miscellanea Zoologica Hungarica* 12: 11–9.
- Heneberg P., Georgiev B.B., Sitko J., Literak I. 2019. Massive infection of a song thrush by *Mesocestoides* sp. (Cestoda) tetrathyridia that genetically match acephalic metacestodes causing lethal peritoneal larval cestodiasis in domesticated mammals. *Parasites & Vectors* 12: 230. <https://doi.org/10.1186/s13071-019-3480-1>
- Hrčková G., Miterpakova M., O'Connor A., Snabel V., Olson P.D. 2011. Molecular and morphological circumscription of *Mesocestoides* tapeworms from red foxes (*Vulpes vulpes*) in central Europe. *Parasitology* 138 (5): 638–647. <https://doi.org/10.1017/S0031182011000047>
- Konyaev S.V., Esaulova N.V., Naidenko S.V., Davydova O.E., Lukarevsky V.S., Ermandes-Blanco Kh.A., Litvinov N.M., Kotlyar A.K., Sidorchuk N.V., Rozhnov V.V. 2011. *Mesocestoides paucitesticulus* Sawada et Kugi, 1973 discovery at the Asian badger (*Meles leucurus*) on the territory of the Far East in Russia. *Rossiiskii parazitologicheskii zhurnal* 4: 35–40. [In Russian].
- Kozlov D.P. 1978. Key to the helminths of rodent fauna of the USSR. M., Nauka, 232 pp. [In Russian].
- Kryštufek B., Shenbrot G.I. 2022. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region. Maribor, University Press, 437 pp. <https://doi.org/10.18690/um.fnm.2.2022>
- Literák I., Olson P.D., Georgiev B.B., Špakulová M. 2004. First record of metacestodes of *Mesocestoides* sp. in the common starling (*Sturnus vulgaris*) in Europe, with an 18S rDNA characterization of the isolate. *Folia Parasitologica* 51: 45–49.
- Literák I., Tenora F., Letkova V., Goldova M., Torres J., Olson P.D. 2006. *Mesocestoides litteratus* (Batsch, 1786) (Cestoda: Cyclophyllidea: Mesocestoididae) from the red fox: morphological and 18S rDNA characterization of European isolates. *Helminthologia* 43: 191–195. <https://doi.org/10.2478/s11687-006-0036-7>
- Littlewood D.T.J., Olson P.D. 2001. Small subunit rDNA and the Platyhelminthes: signal, noise, conflict and compromise. In: Littlewood D.T.J., Bray R.A. (Eds), *Interrelationships of the Platyhelminthes*. Taylor & Francis, London, 262–278.
- Nicksch-Rosenegk von M., Richard L., Loos-Frank B. 1999. Contributions to the phylogeny of the Cyclophyllidea (Cestoda) inferred from mitochondrial 12S rDNA. *Journal of Molecular Evolution* 48: 586–96. <https://doi.org/10.1007/pl000006501>
- Odnokurtsev E.A. 2015. Parasite fauna of vertebrate animals of Yakutia. Novosibirsk, SB RAS, 309 pp. [In Russian].
- Olson P.D., Littlewood D.T.J., Bray R.A., Mariaux J. 2001. Interrelationships and evolution of the tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19: 443–467. <https://doi.org/10.1006/mpev.2001.0930>
- Padgett K.A., Boyce W.M. 2005. Ants as first intermediate hosts of *Mesocestoides* on San Miguel Island, USA. *Journal of Helminthology* 79: 67–73. <https://doi.org/10.1079/joh.2005.275>

- Pospekhova N.A., Pereverzeva V.V., Dokuchaev N.E. 2018. The first molecular genetic data on the tetrathyridia of the genus *Mesocestoides* from the red-backed vole from Magadan province. *Parazitologiya* 52 (5): 382–394. [In Russian]. <https://doi.org/10.7868/S0031184718050037>
- Pospekhova N.A., Pereverzeva V.V., Dokuchaev N.E., Primak A.A. 2023. Phylogenetic relationships of representatives of the genus *Mesocestoides* Vaillant, 1863 from small mammals in the East of Russia and Alaska. *Bulletin of the North-East Scientific Center of FEB RAS* 3: 67–79. [In Russian]. <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2023-3-67-79>
- Sambrook J., Fritsch E.R., Maniatis T. 1989. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual* (2nd ed.). Cold Spring Harbor, NY, 350 pp.
- Skirnisson K., Jouet D., Ferte H., Nielsen O.K. 2016. Occurrence of *Mesocestoides canislagopodis* (Rudolphi, 1810) (Krabbe, 1865) in mammals and birds in Iceland and its molecular discrimination within the *Mesocestoides* species complex. *Parasitology Research* 115 (7): 2597–2607. <https://doi.org/10.1007/s00436-016-5006-5>
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. 2013. MEGA–6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* 30: 2725–2729. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>
- Tokiwa T., Taira K., Yamazaki M., Kashimura A., Une Y. 2014. The first report of peritoneal tetrathyridiosis in squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Parasitology International* 63: 705–707. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2014.06.005>
- Waeschenbach A., Webster B.L., Bray R.A., Littlewood D.T. 2007. Added resolution among ordinal level relationships of tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda) with complete small and large subunit nuclear ribosomal RNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45 (1): 311–325. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.03.019>
- Yanchev Y. 1986. Morphology, taxonomy and distribution of the species of the genus *Mesocestoides* Vaillant, 1863 in Bulgaria. *Khelmintologiya* 21: 45–65. [In Bulgarian].
- Zaleśny G., Hildebrand J. 2012. Molecular identification of *Mesocestoides* spp. from intermediate hosts (rodents) in central Europe (Poland). *Parasitology Research* 110 (2): 1055–1061. <https://doi.org/10.1007/s00436-011-2598-7>

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ТЕТРАТИРИДИЕВ *MESOCESTOIDES* VAILLANT, 1863 ОТ МИКРОМАМАЛИЙ ВОСТОКА РОССИИ И АЛЯСКИ НА ОСНОВЕ 18S *pPHK* ГЕНА

Н. А. Поспехова*, В. В. Переверзева, Н. Е. Докучаев, А. А. Примак

Ключевые слова: *Mesocestoides*, тетратиридий, насекомоядные, грызуны, 18S *pPHK*, филогенетический анализ, генетический маркер

Исследован фрагмент 875 пар нуклеотидов гена 18S *pPHK* у 12 образцов тетратиридиев *Mesocestoides* от мелких млекопитающих 7 видов, собранных в географически удаленных локальностях. Определено пять гаплотипов, различающихся между собой 27 нуклеотидными заменами в 24 сайтах. Установлена принадлежность гаплотипов 18S *pPHK* к двум генетически различным гаплогруппам. Для каждой из них рассчитаны индексы молекулярного разнообразия. Проведённый анализ позволил предположить: 1) *Mesocestoides* sp. гаплогрупп А и Б относятся к двум разным видам, но не принадлежат ни к одному из подтверждённых видов рода; 2) делеция 729-747 пн и вставка в сайте 761 гуанина могут служить генетическим маркером вида *Mesocestoides litteratus*.

УДК 595.429.2

**СИНГОСПИТАЛЬНОСТЬ И ГОСТАЛЬНЫЕ СВЯЗИ
ЭРИОФИОИДНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARIFORMES, ERIOPHYOIDEA):
ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КОМПЛЕКСОВ ВИДОВ
КЛЕЩЕЙ-ГАЛЛООБРАЗОВАТЕЛЕЙ
НА БОРЕАЛЬНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ДВУДОЛЬНЫХ**

© 2024 г. **С. И. Сухарева^a, Д. А. Аристов^b,
В. Д. Ганкевич^b, А. Г. Десницкий^a,
С. К. Озман-Салливан^c, Ф. Е. Четвериков^{b,*}**

^a Санкт-Петербургский государственный университет,
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 199034 Россия

^b Зоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

^c Ондокуз Майис Университет, Самсун, 55139 Турция
*e-mail: pchetverikov@zin.ru

Поступила в редакцию 09.08.2023 г.

После доработки 18.11.2023 г.

Принята к публикации 21.11.2023 г.

Клещи надсемейства Eriophyoidea обладают способностью вызывать рост галлов на растениях. Сингоспитальный комплекс видов галлообразующих эриофиоидей (СКВГЭ) – это сообщество несколько видов галловых клещей, сосуществующих на одном виде растения-хозяина. Для оценки феномена сингоспитальности нами были рассмотрены особенности таксономического состава и разнообразия галлов эриофиоидных клещей на бореальных древесных двудольных и был проведен статистический анализ гостальных связей родов галловых клещей семейства Eriophyoidea мировой фауны. Установлено, что филогенетически близкие хозяева в пределах биогеографически единых территорий имеют СКВГЭ, сходные по таксономическому составу клещей и вызываемым ими повреждениям. В ходе колонизации растений галловые клещи проявляют высокую способность к криптическому видообразованию, результатом которого являются морфологически сходные виды клещей, различающиеся по типу вызываемых галлов. При формировании СКВГЭ важную роль играют гостальные предпочтения галловых клещей, принадлежащих разным надродовым группам, что определяет различия в спектрах таксонов клещей, связанных с хозяевами из разных семейств. В итоге сингоспитальность эриофиоидей – это не случайный процесс, а результат длительной совместной коадаптации в системе «паразит–хозяин», отражающий этапы непрерывного процесса исторической колонизации высших растений клещами надсемейства Eriophyoidea.

Ключевые слова: галлы, галлогенез, фитопаразиты, клещи, гостальные связи, симбиоз, многомерное шкалирование

DOI: 10.31857/S0031184724020029, **EDN:** YNYGGY

Эриофиоидеи (галловые, или четырехногие клещи, надсем. Eriophyoidea) – микроскопические облигатные паразиты высших растений (рис. 1). Они имеют вытянутое тело, покрытое кольцевыми кутикулярными складками, две пары ходильных конечностей и колюще-сосущий ротовой аппарат, включающий пучок игловидных стилетов и членистые пальпы (Lindquist, 1996a). В настоящее время известно порядка 5000 видов, хотя реальное разнообразие может быть на порядок выше (Amrine et al., 2003; Sullivan, Ozman-Sullivan, 2021). В палеонтологической летописи эриофиоидные клещи известны из триасового янтаря (смола вымерших голосеменных растений сем. *Cherolepidiaceae*), а повреждения вегетативных органов древних растений, предположительно вызванные галловым клещом, описаны из позднего палеозоя (Labandeira, Prevec, 2014; Sidorchuk et al., 2015). Результаты молекулярно-филогенетических исследований последних лет согласуются с палеонтологическими данными и указывают на позднепалеозойское происхождение галловых клещей от древних акариформных клещей-сапрофагов и их сестринское родство с почвенными эндостигматическими клещами сем. *Nematalycidae* (Bolton et al., 2017, 2018, 2023; Klimov et al., 2018, 2022; Perato et al., 2022). Вероятно, переход от жизни в почве к обитанию на растениях проходил у предков галловых клещей через связь с микоризой древних растений, а формирование колюще-сосущего аппарата послужило важнейшей адаптацией эриофиоидей к питанию вакуольным соком клеток растительных тканей (Четвериков, 2016).

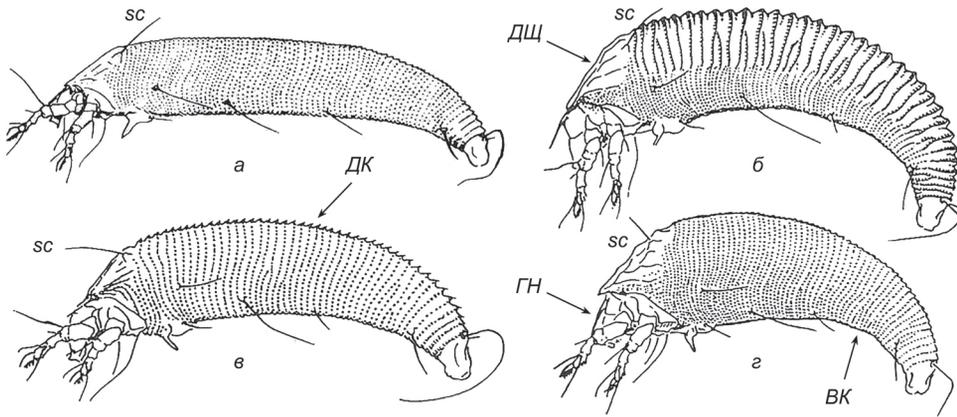


Рисунок 1. Равнокольчатые (*a, в*) и разнокольчатые (*б, г*) формы галловых клещей семейства Eriophyoidea, различающиеся по окольцовке опистосомы и направлению скапулярных щетинок. *a* – *Aceria tulipae* К. (триба Aceriini), *б* – *Aculus rhamnivagrans* (К.) (триба Anthocoptini), *в* – *Eriophyes breechii* К. (триба Eriophyini), *г* – *Phyllocoptes adalius* К. (триба Phyllocoptini). Обозначения: *ВК* – вентральные кольца опистосомы, *ГН* – гнатосома (ротовой аппарат), *ДК* – дорзальные кольца опистосомы, *ДЩ* – дорзальный щиток, *sc* – скапулярная щетинка.

Figure 1. Equally- (*a, c*) and differently-annulated (*b, d*) forms of gall mites of the family Eriophyoidea, differing in the annulation of the opisthosoma and the direction of the scapular bristles. *a* – *Aceria tulipae* К. (tribe Aceriini), *b* – *Aculus rhamnivagrans* (К.) (tribe Anthocoptini), *c* – *Eriophyes breechii* К. (tribe Eriophyini), *d* – *Phyllocoptes adalius* К. (tribe Phyllocoptini). Notations: *VC* – ventral rings of opisthosoma, *GN* – gnathosoma (mouth parts), *DC* – dorsal rings of opisthosoma, *DS* – dorsal shield, *sc* – scapular seta.

По числу описанных видов галловые клещи преобладают на цветковых (~4500 видов, большинство видов на двудольных) и голосеменных (~300 видов, главным образом на семействах Pinaceae и Cupressaceae), тогда как с папоротниками и хвощами связано не более 50 видов, предположительно вторично перешедших с цветковых (Petanović et al., 2015; Lotfollahi, de Lillo, 2017; Chetverikov et al., 2023). Способность индуцировать рост галлов на вегетативных и генеративных органах растений – одна из ярких особенностей эриофиоидных клещей. Хотя число современных видов эриофиоидей, живущих в галлах, не превышает 20% от общего числа описанных видов (Skoracka et al., 2010), всю группу Eriophyoidea часто называют «галловыми клещами», что в экологическом смысле не вполне корректно, поскольку около 80% видов этого надсемейства – свободноживущие (бродажничаящие) формы, не способные к индукции галлогенеза у растений. Наиболее часто галлы эриофиоидных клещей встречаются на двудольных, при этом почки, стебли и генеративные органы поражаются галловыми клещами реже, чем листья. На других макро-группах высших растениях (папоротники, хвойные, однодольные) эриофиоидеи образуют галлы редко, а листовые галлы с настоящей галловой камерой встречаются только на двудольных (Westphal, 1992; Desnitskiy, Chetverikov, 2022; Chetverikov et al., 2023).

В ходе исторической колонизации растений четырехногими клещами, на разных видах растений-хозяев сформировались гетерогенные комплексы эриофиоидей, включающие как морфологически сходные, так и четко различающиеся виды из различных надвидовых таксонов. При этом есть много примеров, когда один вид хозяина оказывается заселенным несколькими видами клещей, часть из которых является галлообразователями. Например, на березе (*Betula*) и ольхе (*Alnus*) одновременно встречаются клещи родов *Eriophyes* и *Acalitus*, вызывающие разнообразные галлы (рис. 2). Обитание видов паразитов на одном хозяине, или сингоспитальность (Eichler, 1969), рассматривалась ранее на примере клещей, паразитирующих на позвоночных животных, при этом был выделен особый случай – «филогенетическая сингоспитальность», когда на одном хозяине одновременно обитает нескольких близкородственных видов постоянных паразитов, образующих надвидовой комплекс в пределах данного вида хозяина, например, на бобрах и некоторых воробьинообразных (Бочков, Миронов, 2008). Подобные комплексы формируются и в ходе эволюции галловых клещей на растениях. В формировании этих комплексов важнейшую роль играют такие аспекты взаимоотношений клещей с растениями, как: (а) обеспечение хозяевами экологических требований паразита, (б) способность паразита индуцировать рост галлов на данном хозяине и (в) способность клещей к гостальным переходам и успешному закреплению на новом хозяине. Разные группы галловых клещей, вероятно, в различной степени предрасположены к смене хозяев, особенно, если это касается видов-галлообразователей, которые теснее, чем открытоживущие виды, связаны со своими хозяевами (Sabelis, Bruin, 1996).

В данной работе мы сфокусировались на проблеме сингоспитальности у эриофиоидных клещей, способных вызывать рост галлов, и попытались ответить на вопрос: какие закономерности проявляются при формировании сингоспитальных комплексов видов галлообразующих эриофиоидей (СКВГЭ)? С этой целью, мы провели анализ видового состава СКВГЭ на представителях наиболее типичных родов двудольных древесных растений бореальной Палеарктики с учетом разнообразия повреждений,

вызываемых эриофиоидными клещами. Дополнительно мы провели анализ видового богатства эриофиоидей мировой фауны на семействах растений-хозяев с целью выявления надвидовых таксонов клещей, обладающих сходными предпочтениями в выборе растений хозяев, что важно для более полной оценки феномена сингоспитальности у галловых клещей.

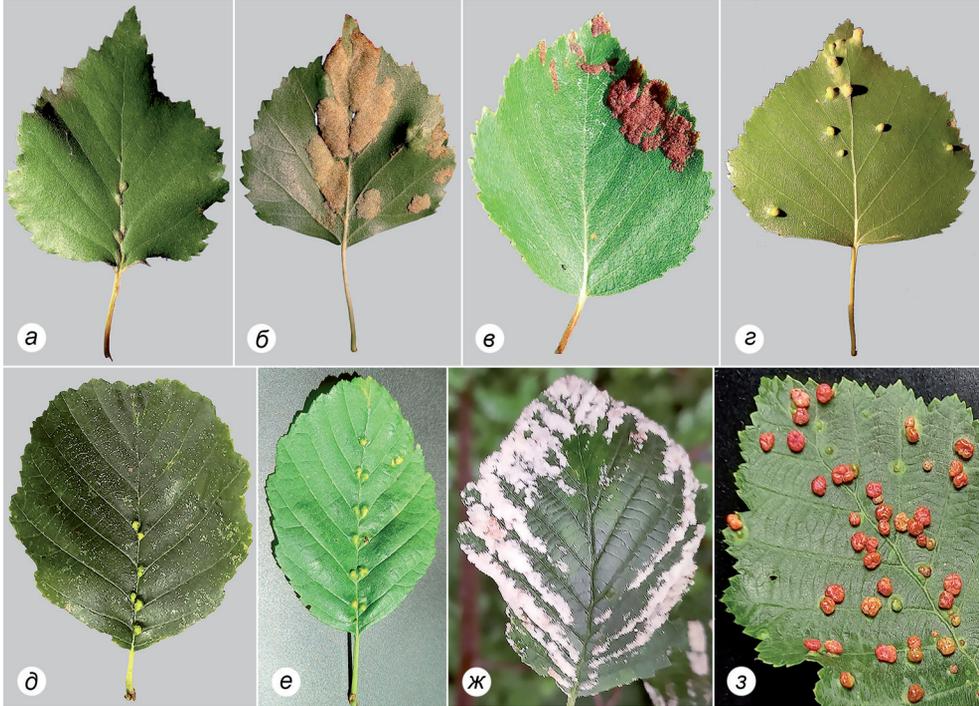


Рисунок 2. Галлы эриофиоидных клещей родов *Eriophyes* (а, г, д, е, з) и *Acalitus* (б, в, ж) на березе *Betula pendula* (а–г), ольхе черной *Alnus glutinosa* (д) и ольхе серой *A. incana* (е–з): уголковые галлы (а, е, ж), войлочки (б, в, з) и бляшковидные галлы (г, и). Фото – Ф.Е. Четвериков.

Figure 2. Galls of the eriophyoid mites of the genera *Eriophyes* (a, g, d, e, z) and *Acalitus* (b, c, g) on *Betula pendula* birch (a–g), the black alder *Alnus glutinosa* (d) and the gray alder *A. incana* (e–z): corner galls (a, e, g), felts (b, c, h) and plaque-like galls (g, i). Photo – P.E. Chetverikov.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве модельных объектов были выбраны 9 родов растений-хозяев: *Acer* (клен), *Alnus* (ольха), *Betula* (береза), *Corylus* (лещина), *Crataegus* (боярышник), *Juglans* (орех), *Prunus* (только подрод *Padus*, черемуха), *Sorbus* (рябина) и *Tilia* (липа). Эти роды растений представлены видами, широко распространенными по всему Северному полушарию (Толмачев, 1974; Bréda et al., 2006; Борисова и др., 2012). Население четырехногих клещей на них разнообразно, включает значительное число видов-галлообразователей и достаточно полно изучено (Keifer, 1975). Мы использовали собственный материал (многолетние сборы галловых клещей на территории РФ и бывшего СССР, хранящиеся в акарологической коллекции ЗИН РАН), и литературные данные, главным образом первоописания видов клещей и каталоги региональных фаун Европы,

Северной Америки и Азии (Nalepa, 1929; Keifer et al., 1982; Amrine, Stasny, 1994; Baker et al., 1996; Hong, Zhang, 1996; Petanović, Stanković, 1999; Skoracka et al., 2005; Chandrapatya et al., 2017; Navia et al., 2021). Для анализа СКВГЭ были составлены полные списки видов эриофиоидных клещей (как галлообразующих, так и открытоживущих), связанных с представителями каждого модельного рода растений, и сводная таблица. При сравнении СКВГЭ мы учитывали характер вызываемых клещами новообразований, таксономическое положение клещей, а также распространение видов клещей и их растений-хозяев.

Для оценки сходства надвидовых таксонов галловых клещей сем. Eriophyidae по их гостальным предпочтениям мы составили матрицу (M1), включающую следующие признаки: род клещей, вид клеща, вид хозяина, семейство хозяина. Эта исходная матрица включала данные о гостальных связях 317 родов клещей с 217 семействами высших растений. Для дальнейшего анализа учитывались только (а) роды клещей, содержащие более 5 видов, а также (б) семейства растений, на которых зарегистрировано более 3 родов клещей. Все остальные случаи (≤ 5 видов в роде клещей, ≤ 3 родов клещей на семействе растений) были исключены из анализа. Итоговая матрица (M2) включала данные о 56 родах клещей сем. Eriophyidae, связанных с 98 семействами растений. Такое резкое сокращение числа родов клещей (317/56) вполне оправдано, поскольку большинство малых (≤ 5 видов в роде) и монотипных родов сем. Eriophyoidea выделено на основе морфологических гомоплазий и плезиоморфий (Lindquist, 1996b; Amrine et al., 2003; Chetverikov, 2011; Li et al., 2014). Многие из этих родов «несущественные», и их включение в матрицу может существенно исказить результаты. Матрицы M1 и M2 доступны по персональному запросу к авторам по e-mail¹.

Анализ обеих матриц (M1 и M2) проводился по одному алгоритму. Была проведена ординация матриц M1 и M2 и неметрическое многомерное шкалирование (NMDS) в пакете *vegan* (Oksanen et al., 2019). Процедура включала в себе вычисление евклидовых расстояний между всеми объектами (роды клещей), в качестве признаков использовались данные о связи родов клещей с семействами растений. Мы применили бинарный вариант анализа, согласно формуле $Eu_{bin} = \sqrt{(A + B - 2J)}$, где Eu_{bin} – бинарный вариант Евклидова расстояния, A и B – число видов семейств растений, ассоциированных со сравниваемой парой родов клещей, J – количество общих для пары семейств растений. В ходе анализа была получена проекция точек (каждая точка соответствовала роду клещей), отражающая взаимное расположение объектов в двухмерном пространстве. Оптимальное расположение точек было получено после 999 пермутаций. Все вычисления и преобразования данных были выполнены на языке программирования R (R Core Team, 2019) в среде R-studio (RStudio Team, 2019), при помощи пакетов *dplyr*, *readxl*, визуализация данных проведена с помощью пакета *ggplot2* (Wickham, 2016; Wickham, Bryan, 2019; Wickham et al., 2021). Анализ матриц M1 и M2 дал сходные результаты. Ниже приведены данные только по анализу матрицы M2.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ЭРИОФИОИДЕЙ-ГАЛЛООБРАЗОВАТЕЛЕЙ И РАЗНООБРАЗИЕ ГАЛЛОВ

Надсемейство Eriophyoidea включает три семейства: Eriophyidae Nalepa, Phytoptidae Dujardin и Diptilomiopidae Keifer. Новообразования на различных органах высших растений – результат деятельности клещей из первых двух семейств, тогда как представители сем. Diptilomiopidae галлы не образуют. В литературе есть лишь один пример, когда повреждения на растениях приписывались диптиломиопидам. В кратком сообщении говорится о высыхании и опадении листьев перца *Capsicum chinense* Jacquin (Solanaceae) под воздействием клеща *Rhynacus aceroides* Flechtmann, 2014

¹ Через год после выхода публикации – на сайте ЗИН РАН (<https://www.zin.ru/journals/parazitologiya/>).

(Diptilomiopidae: Rhuncaphytoptinae) в Бразилии (Flechtmann, Figueiredo, 2020), однако эти данные нуждаются в проверке и могут не подтвердиться. По нашим подсчетам галловыми клещами семейств Eriophyidae и Phylloptidae поражаются растения из примерно ста семейств двудольных. Из них на долю хозяев фитоптид приходится около полутора десятков семейств (Chetverikov et al., 2021), при этом общее число видов в семействе фитоптид примерно в 10 раз меньше, чем в семействе эриофиид (Amrine et al., 2003). В целом формирование фауны галловых клещей, а, соответственно, и СКВГЭ происходило, в первую очередь, за счет многочисленного семейства Eriophyidae, хотя в редких случаях фитоптиды наряду с эриофидами могут играть в СКВГЭ определяющую роль, как, например, галлообразующие виды рода *Phytoptus* на липах (Soika, Kozak, 2011).

Семейство Eriophyidae включает пять подсемейств (Aberoptinae, Nothopodinae, Cescidophyinae, Eriophyinae и Phylloscoptinae), из них самые крупные – Eriophyinae (~1500 видов) и Phylloscoptinae (~2300 видов) (Amrine et al., 2003). Основные виды-галлообразователи в сем. Eriophyidae сконцентрированы в подсем. Eriophyinae и принадлежат двум крупным родам – *Aceria* и *Eriophyes* (рис.1а, 1в). Подсемейство Phylloscoptinae включает преимущественно открытоживущие виды, однако некоторые крупные роды этого подсемейства (например, *Aculus*, *Epitrimerus*, *Phyllocoptes*, *Vasates* и др.), помимо открытоживущих, содержит и галлообразующие виды. В работах последнего десятилетия по молекулярной филогении Eriophyoidea было показано, что оба эти подсемейства полифилетические (Li et al., 2014; Xue et al., 2017). Это не удивительно, так как они были выделены на основании адаптивных габитуальных различий между скрыто- и открытоживущими формами клещей, т.е. между червеобразными клещами с равнокольчатой опистосомой и веретенновидными клещами с разделением колец опистосомы на вентральные и дорсальные полукольца (Lindquist, 1996a, 1996b). В то же время, появление таких различий, как разделение окольцовки опистосомы на тергиты (широкие дорсальные полукольца) и стерниты (узкие вентральные полукольца), неизбежно при переходе клещей от скрытого к открытому образу жизни (или в обратном направлении – от открытого к скрытому образу жизни), независимо от их филогенетических взаимоотношений (Сухарева, 1994; Сухарева, Четвериков, 2013). Таким образом, хотя клещи подсемейств Eriophyinae и Phylloscoptinae морфологически различаются достаточно четко, реальные филогенетические отношения между таксонами, формально отнесенными к этим подсемействам, пока не ясны.

Еще два подсемейства, в которых есть виды-галлообразователи, – Nothopodinae и Cescidophyinae – относительно небольшие и насчитывают не более 200 описанных видов каждое (Amrine et al., 2003). Подсемейство Nothopodinae включает 189 видов (145 описано из Китая) из 28 родов, половина из них монотипические. Большая часть видов живет на нижней стороне листьев и не вызывает повреждений, а галлообразователей всего 36 видов (20%). Разнообразие типов галлов, вызываемых нотоподинами, весьма невелико: это либо войлочки, либо краевые закручивания или искривления листовой пластинки. Классические галлы, содержащие галловую камеру, отсутствуют (Chetverikov et al., 2023). Растения-хозяева клещей этого подсемейства – обитатели тропического пояса и южного полушария, поэтому в бореальной зоне Северного полушария нотоподины не встречаются.

Подсемейство *Cecidophyinae* включает 3 крупных рода (*Cecidophyes*, *Cecidophyopsis* и *Colomerus*), насчитывающих примерно 45, 20 и 25 видов соответственно, а также ряд более мелких родов, включающих не более 10 видов каждый (Amrine et al., 2003; Marinković et al., 2019). Среди видов рода *Cecidophyopsis* примерно половина вызывает новообразования, в основном это – почковые галлы; остальные клещи – окрытоживущие или инквилины (вселенцы в чужие галлы). Среди видов рода *Cecidophyes* примерно половина тоже вызывает новообразования (большей частью войлочки и краевые галлы-«закрутки»). Виды рода *Colomerus* преимущественно свободноживущие в южных широтах, за исключением широко распространенного, благодаря интродукции, вредителя *Colomerus vitis* (Pagenstecher, 1857), образующего войлочки на листьях дикого и сортового винограда (Craemer, Saccaggi, 2013; Saccaggi et al., 2022). Виды первых двух перечисленных родов (*Cecidophyes* и *Cecidophyopsis*) встречаются на растениях-хозяевах модельных родов, но не вызывают новообразований, а обитают открыто или являются инквилинами в эринеумах или почковых галлах других видов клещей.

Разнообразии галлов, индуцируемых четырехногими клещами на растениях, достаточно велико и на первый взгляд не зависит от таксономического положения клещей, поскольку даже сходные по форме и структуре галлы могут быть вызваны видами разных родов или даже семейств клещей. Например, войлочки на липах вызывают клещи рода *Eriophyes*, а войлочки на кленах – клещи рода *Aceria*. В целом, разнообразие галлов эриофиоидей выражается в их форме и величине, а также в приуроченности к разным частям растения (Westphal, 1992; Четвериков и др., 2015). Наиболее распространены листовые галлы, которые можно условно разделить на войлочки (или эринеумы), а также рожковидные, мешковидные, плоские паренхиматозные и краевые галлы в виде закручивания краев листа (рис. 3). Встречаются также почковые галлы, «ведьмины метлы» (пролиферация почек и кушение побегов), галлы на стеблях (коровые и стеблевые галлы), цветках и плодах (Westphal, 1992). Многие из перечисленных типов повреждений могут быть вызваны как эриофидами, так и фитоптидами. Кроме того, было показано, что способность вызывать рост различных галлов появляется и исчезает в разных таксономических группах клещей многократно и независимо (Chetverikov et al., 2021). Отметим также, что внешне сходные галлы могут значительно различаться по своему гистологическому строению (Westphal, 1992; Desnitskiy et al., 2023). В целом, данных по гистологии галлов клещей в литературе мало. Вероятно, именно по этой причине сравнительный анализ морфологии и анатомии однотипных галлов, вызванных деятельностью клещей из разных таксонов, пока не проводился.

НАДРОДОВЫЕ ГРУППЫ ГАЛЛОВЫХ КЛЕЩЕЙ СЕМ. ERIOPHYIDAE В СОСТАВЕ МОДЕЛЬНЫХ СКВГЭ

Для дальнейших рассуждений о составе СКВГЭ внутри сем. Eriophyidae мы выделили четыре группы родов, различающихся расположением и направлением щетинок на дорзальном щитке (рис. 1). Ранее было показано, что у галловых клещей хетом дорзального щитка маркирует крупные филогенетические линии, а эволюция галловых клещей сопровождается прогрессирующей редукцией числа щетинок (Bagnjuk et al., 1998; Chetverikov et al., 2022), поэтому применение такого признака, как щетинки щитка, для группирования родов эриофиид представляется обоснованным.

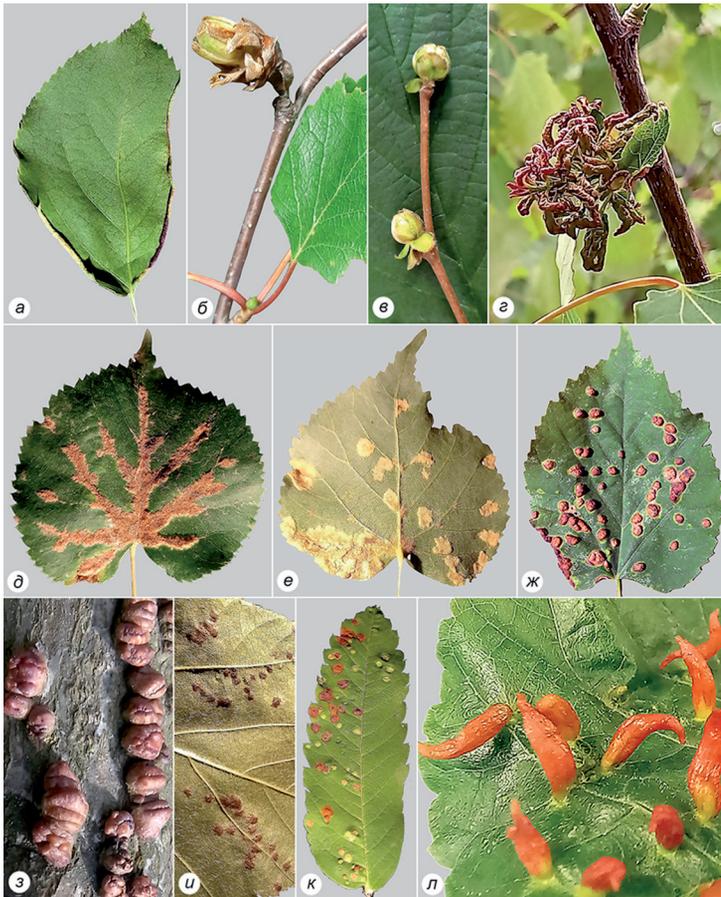


Рисунок 3. Разнообразие галлов эриофиоидных клещей на бореальных древесных двудольных: *a* – закручивание края листа на груше *Pyrus ussuriensis*, вызываемое клещом *Phyllocoptes* sp. (Тюмень); *b* – почковый галл клеща *Acalitus calycophytus* на березе *Betula pendula* (Петрозаводск); *c* – почковый галл клеща *Phytoptus avellanae* на лещине *Corylus avellana* (Калининград); *z* – побег осины *Populus tremula*, поврежденный клещом *Aceria* sp. (Ленинградская обл.); *d* и *e* – войлочные клещей *Eriophyes exilis* (*d*) и *E. leiosoma* (*e*) на листьях липы *Tilia cordata* (Калининград); *ж* – выпуклые войлочные клещей *Phytoptus tetratrichus* на липе *T. tomentosa* (Белград, Сербия); *з* – коровые галлы клеща *Aceria heteronyx* на клене *Acer platanoides*; *u* – паренхиматозные галлы клеща *Eriophyes sorbi* на рябине *Sorbus torminalis* (Тебердинский заповедник); *к* – паренхиматозные галлы клеща *E. sorbi* на рябине *S. aucuparia* (Тюмень); *л* – рожковидные галлы клеща *Eriophyes tiliae* на листьях липы *T. cordata* (Калининград). Фото – Ф.Е. Четвериков.

Figure 3. Diversity of galls of eriophioid mites on boreal woody dicotyledons. *a* – twisting of the leaf edge on the pear *Pyrus ussuriensis* caused by the mite *Phyllocoptes* sp. (Tyumen), *b* – bud gall of the mite *Acalitus calycophytus* on the birch *Betula pendula* (Petrozavodsk), *c* – bud gall of the mite *Phytoptus avellanae* on the hazel *Corylus avellana* (Kaliningrad), *d* – aspen shoot *Populus tremula*, damaged by the mite *Aceria* sp. (Leningrad Province), *d* and *e* – felt of the mites *Eriophyes exilis* (*d*) and *E. leiosoma* (*e*) on the leaves of the linden *Tilia cordata* (Kaliningrad), *ж* – convex felts of the mite *Phytoptus tetratrichus* on the linden *T. tomentosa* (Belgrade, Serbia), *з* – bark galls of the mite *Aceria heteronyx* on the maple *Acer platanoides*, *u* – parenchymatous galls of the mite *Eriophyes sorbi* on the mountain ash *Sorbus torminalis* (Teberdinsky Reserve), *k* – parenchymatous galls of the *E. sorbi* mite on the mountain ash *S. aucuparia* (Tyumen), *л* – horn-shaped galls of the *Eriophyes tiliae* mite on the leaves of the linden *T. cordata* (Kaliningrad). Photo – P.E. Chetverikov.

Все галлообразователи подсем. Eriophyinae относятся к трибам Aceriini и Eriophyini и образуют две естественные группы. Трибы Aceriini и Eriophyini различаются по расположению и направлению скапулярных щетинок (*sc*): у эриофиин (далее – группа E) эти щетинки находятся перед задним краем щитка и направлены вверх или вперед (рис. 1б), а у ацериин (далее – группа A) они расположены на заднем крае щитка и направлены назад (рис. 1а). Подсемейство Phyllosortinae включает ряд триб (Amrine et al., 2003), которые различаются по расположению и направлению щетинок *sc*. Мы выделили две группы филлокоптин – P1 и P2. Первая группа (P1) – это триба Phyllosortini, у представителей которой щетинки *sc* расположены перед задним краем щитка и направлены вверх (как в группе E, рис. 1г), а вторая группа (P2) – триба Anthosortini, у клещей которой щетинки *sc* расположены на заднем крае щитка и направлены назад (как в группе A, рис. 1б). Триба Tegenotini установлена на основании особенностей строения опистосомы, а расположение *sc* может быть разным, но у всех видов из этой трибы, связанных с нашими модельными родами, *sc* располагаются на заднем краю щитка и направлены назад.

В результате мы имеем дело с четырьмя группами родов сем. Eriophyidae (E, A, P1, P2), попарно сходных (E+P1, A+P2) по расположению и направлению щетинок *sc* и включающих как открытоживущие, так и галлообразующие виды. При анализе СКВГЭ на модельных группах хозяев мы учитывали принадлежность видов клещей к этим четырем группам.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СКВГЭ НА МОДЕЛЬНЫХ РОДАХ РАСТЕНИЙ-ХОЗЯЕВ

Количественные данные по таксономическому составу клещей из СКВГЭ на девяти модельных родах древесных двудольных обобщены в табл. 1. Как и на всех покрытосеменных, основную часть СКВГЭ на модельных группах растений-хозяев составляют представители сем. Eriophyidae, а преобладающие типы галлов – это листовые галлы с настоящей камерой (рожковидные, мешковидные и им подобные), а также войлочники. СКВГЭ гетерогенны по спектру таксонов клещей и вызываемых ими типов галлов. Наибольшее число разнотипных галлов (3) встречается на кленах, березах и орехе, а наименьшее (1) – на лещине. По числу видов, описанных с данного рода хозяина, лидируют клены, а по доле (%) видов клещей-галлообразователей от общего числа видов на данном хозяине – липа и орех. Различия в СКВГЭ между растениями-хозяевами разных родов выражаются в степени полноты таксономического состава этих комплексов. В комплексах могут присутствовать виды из обеих групп равноколючатых видов-галлообразователей (A и E), как на ольхе, березе и лещине, или только виды одной из этих групп (черемуха, рябина, боярышник, липа – E, клен, орех – A). При этом наблюдается сходство между СКВГЭ с растений-хозяев, принадлежащих одному семейству, по признаку кодминирования клещей из групп A, E, P1, P2. Например, на березовых (ольха, береза и лещина, сем. Betulaceae) преобладают клещи из групп A и P2, а на розоцветных (черемуха, рябина, боярышник, сем. Rosaceae) – клещи из групп E и P1. Ниже приводим более подробные данные по галловым клещам с модельных родов растений-хозяев.

Таблица 1. Характеристики СКВГЭ на девяти модельных родах растений-хозяев.

Table 1. Characteristics of the SCGE in nine model genera of host plants. The signs “+” and “-” indicate the absence/presence of galls of a certain type on this plant genus. For the suprageneric groups of mites, the total number of species included in the SCGE in this genus of host plants followed by the number of species of gall-formers are given as two numbers separated by dash line.

Характеристики СКВГЭ	Модельные таксоны древесных двудольных								
	<i>Alnus</i>	<i>Betula</i>	<i>Corylus</i>	<i>Padus</i>	<i>Sorbus</i>	<i>Crataegus</i>	<i>Tilia</i>	<i>Acer</i>	<i>Juglans</i>
Общее число видов в роде хозяев	58	75	17	20	200	100	45	160	20
Число видов в роде хозяев, заселенных эриофиоидеями	11	12	8	3	10	12	7	24	7
Галлы	листовые	+	-	+	+	+	+	+	+
	коровые	-	-	-	-	-	-	+	-
	почковые	-	+	+	-	+	-	+	-
	галлы сережек	-	-	-	-	-	-	-	+
Всего видов эриофиоидных клещей на данном роде хозяина	32	26	14	9	20	16	20	70	21
число видов-галлообразователей	6	12	1	4	9	7	11	25	10
	19%	46%	7%	44%	45%	44%	55%	36%	48%
число негаллообразующих видов	26	14	13	5	11	9	9	45	11
	81%	54%	93%	56%	55%	56%	45%	64%	52%
Acerini (группа А)	6/3	8/7	2	-	-	-	-	21/19	10/10
	4/3	3/2	1?	4/4	6/6	6/5	5/5	-	-
	6	1	1	2	5/2	6/1	1	5	2
Надродовые группы клещей	11	8	6	2	6	2	7	24/4	8
	1	1	1/1	-	-	-	6/6	-	-
Cecidophyinae	-	1	2	-	-	-	-	8/2	-
Diptilomiopidae	4	4	1	1	2	2	1	12	1

Примечания. «+» и «-» – отсутствие или присутствие галлов определенного типа на данном роде растений.

Для надродовых групп клещей: числитель – общее число видов, входящих в СКВГЭ на данном роде растений-хозяев, знаменатель – число видов-галлообразователей.

Роды *Betula*, *Alnus* и *Corylus* принадлежат к одному семейству (Betulaceae), но к разным подсемействам. Наибольшее сходство в составе СКВГЭ наблюдается между березой и ольхой (подсем. Betuloideae). Галло- и войлочкообразователями на ольхе и березе являются близкие виды и эриофиин, и ацериин: при этом эриофиины на березе образуют галлы с камерой (бляшкови́дные, узелковые), а ацериины на ольхе и на березе – эринеумы на листьях. Все три рода растений обладают сходным набором таксонов эриофиоидей: присутствуют представители четырех групп триб из сем. Eriophyidae. На ольхе и березе широко распространены галлообразователи *Eriophyes laevis* Nalepa, 1889 (на ольхе) и *E. leionotus* Nalepa, 1891 (на березе), при этом они настолько морфологически сходны, что изначально были описаны как подвиды одного вида *E. laevis* (Nalepa 1889, 1919). Однако вызываемые ими галлы различны – на ольхе это обычные головчатые галлы, выступающие только с верхней стороны листа, а на березе – так называемые узелковые галлы, выступающие с обеих сторон листовой пластинки. Еще два вида этого рода, *E. inangulis* (Nalepa, 1919) на ольхе и *E. lissonotus* (Nalepa, 1919) на березе, также в свое время были описаны как подвиды *E. laevis* (Nalepa, 1919). Первый вид вызывает образование галлов в углах между ответвлениями жилок на ольхе, второй – выпячивание вверх листовой пластинки и тонковолосистый войлочек на нижней. Сходные виды ацериин, *Acalitus brevitarsus* (Fockeu, 1890) на ольхе и *A. rudis* (Canestrini, 1890), *A. longisetosus* (Nalepa, 1892) и *A. notolius* (Nalepa, 1919) на березе, вызывают эринеумы на листьях (рис. 2). Еще один вид на березе, *Acalitus calycophytus* (Nalepa, 1891), вызывает разрастание и пролиферацию почек (рис. 3б). На лещине (подсем. Coryloideae), в отличие от березы и ольхи, галлообразователей ацериин и эриофиин нет, хотя присутствует свободноживущий вид *Aceria biradiata* (de Lillo, Fontana, 1996). Почковые галлы на лещине образует вид *Phytoptus avellanae* (Nalepa, 1889) (рис. 3в). На ольхе и березе также найдены фитоптиды, но здесь они представлены только открытоживущими видами рода *Sierraphytoptus* (Keifer, 1939; Пономарева, 1978; Chetverikov, Sukhareva, 2009; Chetverikov, 2016).

На черемухе, рябине и боярышнике (сем. Rosaceae) сходство СКВГЭ между собой проявляется в том, что все галлообразователи относятся только к роду *Eriophyes* (группа E), тогда как представителей группы A нет. В то же время, на этих растениях СКВГЭ пополняются за счет филлокоптоидных клещей группы P1, тогда как группа P2 отсутствует. Эти три модельных рода относятся к разным трибам розоцветных – черемуха вместе с другими представителями рода *Prunus* – к трибе Amygdaleae, а рябина и боярышник – к трибе Pyraceae. На черемухе все типы галлов (и рожковые галлы, и эринеумы) вызывают виды клещей рода *Eriophyes* (Nalepa 1890, 1909). На некоторых других видах рода *Prunus* (алыче, сливе, миндале, терне) кроме видов рода *Eriophyes* встречается единственный представитель группы A – клещ *Acalitus phloeocoptes* (Nalepa, 1890), вызывающий коровые галлы на побегах, а на представителях трибы Pyraceae ацериины (группа A) вообще не известны. На рябине вид *Eriophyes sorbi* (Canestrini, 1890) вызывает паренхиматозные галлы (рис. 3и, 3к). Морфологически сходный с ним вид *E. pyri* (Pagenstecher, 1857) вызывает такие же галлы на груше, яблоне, айве, мушмуле (Nalepa, 1898). На боярышнике виды рода *Eriophyes*

вызывают галлы нескольких типов (головчатые, угловые, почковые, паренхиматозные). Галлообразующие филлокоптины и на рябине, и на боярышнике представлены видами из группы P1: виды *Phyllocoptes calisorbi* Keifer 1965 в Северной Америке и *P. sorbeus* (Nal., 1926) в Европе вызывают образование войлочков на листьях рябины, а европейский вид *P. goniothorax* (Nalepa, 1889) живет в краевых закрутках листьев боярышника (Nalepa, 1926).

На орехе и кленах, в отличие от предыдущих пяти модельных родов растений-хозяев, среди клещей-галлообразователей отсутствуют эриофиины (группа E). На орехе единственной группой галлообразователей являются виды рода *Aceria* (K., 1944), которые вызывают широкий спектр повреждений. Это – эринеумы, бородавчатые, мешковидные и паренхиматозные галлы на листьях, черешках и сережках (Nalepa, 1891; Keifer et al., 1982). С кленов описано порядка 20 видов рода *Aceria*, которые вызывают разнообразные повреждения: эринеумы, бородавчатые, коровые и почковые галлы (Nalepa, 1922; Keifer et al., 1982). Также на кленах обитают и филлокоптины из группы P2, представленные тремя десятками видов, шесть из которых вызывают мешковидные и рожковидные галлы, а остальные бродяжничают и галлов не вызывают. И на орехе, и на кленах присутствуют немногочисленные филлокоптины группы P1 (2 вида на орехе и 5 на кленах), но повреждений они не вызывают.

На липах галлообразователями являются виды родов *Eriophyes* (группа E) и *Phytoptus* (семейство Phytoptidae), а ацириины (A) отсутствуют. Виды рода *Phytoptus* с лип морфологически не отличаются друг от друга, однако молекулярный анализ показал, что они образуют комплекс гостально специфических криптических видов. При этом на трех видах лип (*Tilia cordata* Mill., *T. tomentosa* Moench и *T. americana* L.) они образуют разные типы повреждений (Soika, Kozak, 2011, 2013; Chetverikov et al., 2021). На первом виде липы клещи вызывают закручивание края листа, на втором – эринеумы, а на последнем – рожковидные галлы. Одновременно с клещами рода *Phytoptus* на липах, иногда симпатрично на одной и той же листовой пластинке, обитают и три вида эриофиин: *Eriophyes leiosoma* (Nalepa, 1892), *E. exilis* (Nalepa, 1892) и *E. tiliae* (Pagenstecher, 1857). Первые два вида вызывают эринеумы в разных частях листовой пластинки, а третий – рожковидные галлы (рис. 3д–3ж, 3л). Отметим, что на липе *Tilia tomentosa* и фитоптусы, и эриофиесы вызывают сходные повреждения в виде эринеума, а на липе *T. americana* – в виде галлов. Возможно, это говорит в пользу главенствующей роли хозяина в морфогенезе галлов и идентичности галл-индуцирующего стимула, полученного растением от разных клещей.

В целом, рассматриваемый комплекс видов клещей родов *Eriophyes* и *Phytoptus* на липах – перспективная модель для оценки роли паразита и хозяина в галлогенезе. Работы с этой моделью могли бы помочь протестировать следующие гипотезы: (1) форма галла определяется специфическими возможностями ростовых реакций тканей конкретного вида растения-хозяина, (2) форма галла зависит от вида клеща и инъектируемых им в растительные клетки специфических галл-индуцирующих агентов, (3) форма галла складывается из морфогенетических возможностей растения-хозяина и особенностей галл-индуцирующих агентов слюны конкретного вида клеща-галлообразователя. На первый взгляд, комплексная гипотеза (3) представляется

наиболее вероятной, однако с учетом высокой гостальной специфичности галловых клещей (Skoracka et al., 2010) первые две гипотезы также могут быть верны. Наконец, с учетом того, что галлогенез может быть полиэтиологичным процессом (Четвериков и др., 2015), а также ввиду отсутствия единообразия галлообразовательного процесса на уровне гистологии, биохимии и генетики (Desnitskiy et al., 2023), все три гипотезы могут отражать особенности галлогенеза в разных симбиотических системах «галловый клещ – растение-хозяин».

СХОДСТВА И РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ СКВГЭ, ОБУСЛОВЛЕННЫЕ БИОГЕОГРАФИЕЙ

Состав СКВГЭ в пределах каждого из рассмотренных родов растений-хозяев в разных географически удаленных точках, в том числе на разных континентах, весьма однороден. Особенно ярко это проявляется при сравнении видового состава галловых клещей на местных видах растений-хозяев, принадлежащих к одному роду, в Европе и Северной Америке. Например, на липе в Европе и США галлообразователями являются одни и те же виды *Eriophyes* и морфологически неразличимые (вероятно, молодые) виды рода *Phytoptus*, при этом из свободноживущих клещей как в Европе, так и в США и Китае на липах отмечены виды одного и того же рода – *Aculus* (Farkas, 1965; Xue et al., 2008). На березе и ольхе (сем. Betulaceae) ядро СКВГЭ составляют виды-галлообразователи родов *Eriophyes* (галлы) и *Acalitus* (войлочки), а также свободноживущие виды клещей из группы P2. Причем на европейских и североамериканских видах ольхи есть общие виды-галлообразователи (*Eriophyes laevis* и *Acalitus brevitarsus*) (Keifer et al., 1982). Интересно, что на обоих континентах на всех трех модельных родах сем. Betulaceae сохранились представители реликтового сем. Phytoptidae – *Sierraphytoptus* на ольхе и березе, а *Phytoptus* на лещине (Сухарева и др., 2017; Chetverikov, Sukhareva, 2009; Chetverikov, 2016). И в Северной Америке, и в Европе, на кленах и орехе разнообразия повреждения вызывают многочисленные виды рода *Aceria*, а также отмечены виды рода *Aculops* (группа P2), живущие в войлочках. Наконец, на взятых в анализ модельных родах розоцветных на обоих континентах галлообразователями являются клещи родов *Eriophyes* (группа E) и *Phyllocoptes* (P1). Подобное сходство СКВГЭ в удаленных географических областях Голарктики на филогенетически близких хозяевах, вероятно, говорит о единстве формирования (а) таксонов растений-хозяев, что было многократно показано ранее в различных флорогеографических работах (Donoghue et al., 2001; Chen Z-D et al., 1999), и (б) таксонов галловых клещей в составе СКВГЭ на этих растениях.

Различия в составе каждого из девяти модельных СКВГЭ в разных географических регионах Голарктики выражены в значительно меньшей степени, чем сходства. Они касаются в первую очередь филлокоптин из групп P1 и P2. Как правило, свободноживущие филлокоптины в составе СКВГЭ с обоих континентов относятся к одному роду или хотя бы к одной группе (P1 или P2), однако есть и исключения. Например, на розоцветных (рябине, черемухе и боярышнике) свободноживущие филлокоптины из родов *Aculus* и *Aculops* (оба из группы P2) найдены только в Евразии (Nalepa, 1893; Cotte, 1910; Xie, 2013), а свободноживущие и галлообразующие филлокоптины P1 распространены на обоих континентах. Возможно, это исключение можно объяснить

гипотетическим переходом филлокоптин Р2 на розоцветных с каких-то других растений-хозяев в Евразии уже после формирования основного состава СКВГЭ на растениях семейства Rosaceae, в который вошли эриофиины и филлокоптины Р1 (Сухарева и др., 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ СТАТИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ГОСТАЛЬНЫХ СВЯЗЕЙ КЛЕЩЕЙ СЕМЕЙСТВА ERIOPHYIDAE

В ходе сравнительного анализа модельных СКВГЭ мы регулярно отмечали принадлежность таксонов галловых клещей к четырем морфогруппам – А, Е, Р1 и Р2. В ходе анализа гостальных связей клещей из разных родов сем. Eriophyidae с растениями на уровне семейств хозяев мы попытались определить, существует ли между этими морфогруппами взаимное сходство по признаку гостальных предпочтений, наподобие описанного выше морфологического сходства (Е+Р1, А+Р2, рис. 1). Распределение родов галловых клещей сем. Eriophyidae в двумерном пространстве, полученное в ходе NMDS анализа матрицы М2, показано на рис. 4. Взаимное расположение родов клещей (точки на плоскости) отражает степень сходства и различия их связей с семействами растений-хозяев и выражено в геометрическом расстоянии между точками. Заметны сгущение точек (ядро) в правой части рисунка и два разнонаправленных «шлейфа» (Ш) слева от этого сгущения: один (Ш1), уходящий в левую нижнюю часть, а другой (Ш2) – в левую верхнюю часть двухмерного пространства. Ядро представляет гетерогенную группу сильно сближенных точек, соответствующих относительно небольшим родам из разных подсемейств галловых клещей. Наиболее удалены от ядра крупные роды *Aceria*, *Aculus*, *Eriophyes* и *Epitrimerus*. Шлейфы Ш1 и Ш2 четко различаются по таксономическому положению входящих в них родов клещей и соответствуют попарным комбинациям групп А, Е, Р1 и Р2: Ш1 представлен главным образом родами групп Е (*Eriophyes*) и Р1 (*Phyllocoptes*, *Epitrimerus*, *Calepitrimerus*), а Ш2 – родами из групп А (*Aceria*) и Р2 (*Aculus*, *Aculops*, *Tegolophus*, *Tetra*). Таким образом, результаты проведенного анализа указывают на попарное сходство гостальных связей родов клещей из групп Е/Р1 и А/Р2 на уровне семейств растений-хозяев.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СКВГЭ НА РАСТЕНИЯХ: СИНТЕЗ ДАННЫХ

В данной работе мы рассмотрели особенности таксономического состава клещей из девяти СКВГЭ, охарактеризовали разнообразие типов галлов на модельных группах растений-хозяев и предприняли попытку проследить биогеографические связи между взятыми в анализ СКВГЭ. Кроме этого, мы исследовали попарное сходство между родами самого крупного семейства галловых клещей, Eriophyidae, по такому признаку, как связь с семействами хозяев, и выявили группы родов, которые обладают сходными предпочтениями при формировании гостальных связей с растениями. Результаты проведенной работы позволили сделать ряд обобщений и сформулировать основные принципы формирования СКВГЭ на растениях.

Сходство характеристик растений-хозяев влияет на состав их СКВГЭ. Обзор СКВГЭ отдельных группировок растений показал, что филогенетические и экологические характеристики растений-хозяев влияют на степень таксономического сходства

связанных с ними комплексов видов клещей. Чем больше филогенетическая близость таксонов растений-хозяев, тем больше сходства в связанных с ними СКВГЭ. Среди рассмотренных модельных родов растений-хозяев наибольшим сходством по таксономическому составу СКВГЭ обладают роды *Betula* и *Alnus* (подсем. Betuloideae). В этом случае, вероятно, играет роль не только их филогенетическая близость, но и совместное произрастание растений-хозяев в одних исторически сложившихся биоценозах (Harris, 2004), что способствует взаимным переходам клещей с одного растения-хозяина на другое. Сходство в таксономическом составе СКВГЭ может распространяться и на целое семейство хозяев, хотя и с некоторыми исключениями. Например, на растениях обширного семейства Розоцветных (Rosaceae) обычными галлообразователями являются эриофиины (E), а ацериины (A) встречаются крайне редко. Интересно, что такое же наблюдение было сделано ранее и на примере ряда семейств однодольных растений с преобладанием трав, например, Poaceae (преобладают Aseriini) и Cyperaceae (преобладают Eriophyini) (Сухарева, 1992; Сухарева и др., 2017).

Сходство СКВГЭ на растениях-хозяевах в пределах одного рода, трибы или семейства показывает, что формирование этих комплексов тесно связано с формированием самих таксонов растений-хозяев и, соответственно, с их эволюцией. С одной стороны, наличие одинакового набора видов галлообразователей на разных хозяевах (например, на ольхе и березе) может свидетельствовать в пользу параллельного симпатрического видообразования. С другой стороны, наличие единичных представителей групп A и P2 на какой-либо группе родственных растений-хозяев, заселенных исключительно эриофиинами (или наоборот), может говорить о возможности их перехода с какого-то другого таксона растений, для которого характерно ацерийное население. Например, наличие на некоторых видах розоцветных трибы Amygdaleae клеща *Acalitus phloeocoptes* (единственного из ацериин на этой трибе хозяев) можно объяснить переходом его «ацерийных» предков с растений, принадлежащих к какому-то другому таксону (Сухарева и др., 2017).

Галлы эриофиоидей – результат коадаптации клеща и хозяина. Анализ данных по модельным СКВГЭ выявил два важных аспекта, отражающих коадаптацию галлообразующих видов эриофиоидей. Во-первых, комплексы криптических видов клещей, связанных с разными видами хозяев, могут быть гетерогенны по типу вызываемых ими повреждений. Яркий пример – рассмотренные нами выше морфологически неразличимые, но молекулярно четко дифференцированные гостально специфические виды рода *Phytoptus*, которые вызывают разные типы галлов на различных видах американских и евразийских лип (*Tilia*). Это может говорить как о различии галлоиндуцирующих агентов в слюне криптических видов клещей, так и об определяющей роли вида растения-хозяина в морфогенезе галлов, если каждый хозяин формирует свой тип галла в ответ на однотипный галл-индуцирующий сигнал клеща.

Во-вторых, филогенетически далекие виды клещей могут вызывать однотипные галлы на одном виде растения-хозяина. Например, войлочки клещей родов *Acalitus* и *Aceria* на ольхе и рожковидные галлы клещей родов *Phytoptus* и *Eriophyes* на липах. Такое сходство повреждений, вызываемых разными видами галловых клещей на одном хозяине, может свидетельствовать о единой природе индукции галлогенеза

у ряда неродственных эриофиоидей либо об однотипности ответной реакции растения-хозяина на негомологичное вмешательство разных видов клещей-паразитов. Симбиотические системы, состоящие из галлообразующих клещей на разных видах липы и ольхи, могут быть перспективными моделями для прояснения этих вопросов. Надо оговориться, что упоминаемая однотипность галлов клещей может быть кажущейся, так как повреждения, вызываемые галловыми клещами, крайне редко внимательно изучались на уровне их гистологического строения и могут быть гистологически «не гомологичны». Однако на макроуровне сходство повреждений (идет ли образование коврика из трихом, как в войлочке, полого галла с внутренней камерой, или закручивание края листа и т.д.) может указывать на однотипность галлов.

СКВГЭ – филогеографическая единица. Согласно результатам сравнения между собой СКВГЭ на местных видах растений-хозяев из одного рода с разных континентов, эти комплексы обычно сходны по своему таксономическому составу и, таким образом, между ними существует биогеографическая связь. Нами установлено, что такие СКВГЭ как правило включают близкие или даже одинаковые виды эриофиии и филлокоптин, при этом в рамках одного СКВГЭ галлообразующие эриофиии обычно более сходны по видовому составу, чем филлокоптины. Так, на примере обитателей почти всех включенных в исследование родов растений-хозяев (а особенно ярко на примере ольхи, липы, рябины и клена) установлено присутствие одинаковых или морфологически очень сходных видов клещей семейств Eriophyidae и Phytoptidae в Новом и Старом Свете. Вероятно, эти факты свидетельствуют об актах расселения клещей вместе с их растениями-хозяевами при неоднократных появлениях мостов суши между континентами Голарктики, хотя в некоторых случаях (например, клещи с широко культивируемой лещины) не исключена интродукция (Chetverikov et al., 2021; Chetverikov, Bertone, 2022). Мы считаем, что таксономическая структура СКВГЭ отражает сложные процессы эволюции высших растений и является следствием их длительной исторической колонизации галловыми клещами, что позволяет интерпретировать СКВГЭ как филогеографическую единицу и рассматривать во взаимосвязи биогеографических и коэволюционных аспектов в процессе формирования симбиотических отношений между фитопаразитами и их хозяевами.

Крупные надродовые морфогруппы галловых клещей проявляют сходство гостальных связей. В ходе рассмотрения гостальных предпочтений галловых клещей семейства Eriophyidae мы обнаружили, что крупные кластеры морфологически сходных таксонов клещей проявляют сходные гостальные предпочтения. В роли таких кластеров выступают четыре морфогруппы (E, A, P1 и P2), выделенные нами на основании расположения скапулярных щетинок дорзального щитка. Мы провели анализ таксономического состава СКВГЭ модельных групп древесных растений и статистический анализ гостальных связей родов клещей сем. Eriophyidae мировой фауны, при этом учитывались галлообразующие и негаллообразующие (свободноживущие) виды клещей. Согласно результатам NMDS анализа матрицы M2 (рис. 4), роды клещей мировой фауны из групп P1 и P2 показывают сопряженность с присутствием на растениях-хозяевах родов клещей из групп E и A (соответственно). При сравнении спектров таксонов клещей из модельных СКВГЭ, обладающих способностью

к индукции галлогенеза, выяснилось, что на тех модельных группах растений-хозяев (например, роды Розоцветных), на которых присутствуют только виды клещей из группы E, способностью вызывать рост галлов обладают именно филокоптены из группы P1. В случае же, если галлообразователями являются виды клещей из группы A (например, на кленах), то галлы образуют клещи из группы P2. Таким образом, попарное сходство E/P1 и A/P2 наблюдается как при рассмотрении только галлообразующих представителей этих четырех групп, так и в анализе с включением свободноживущих форм.

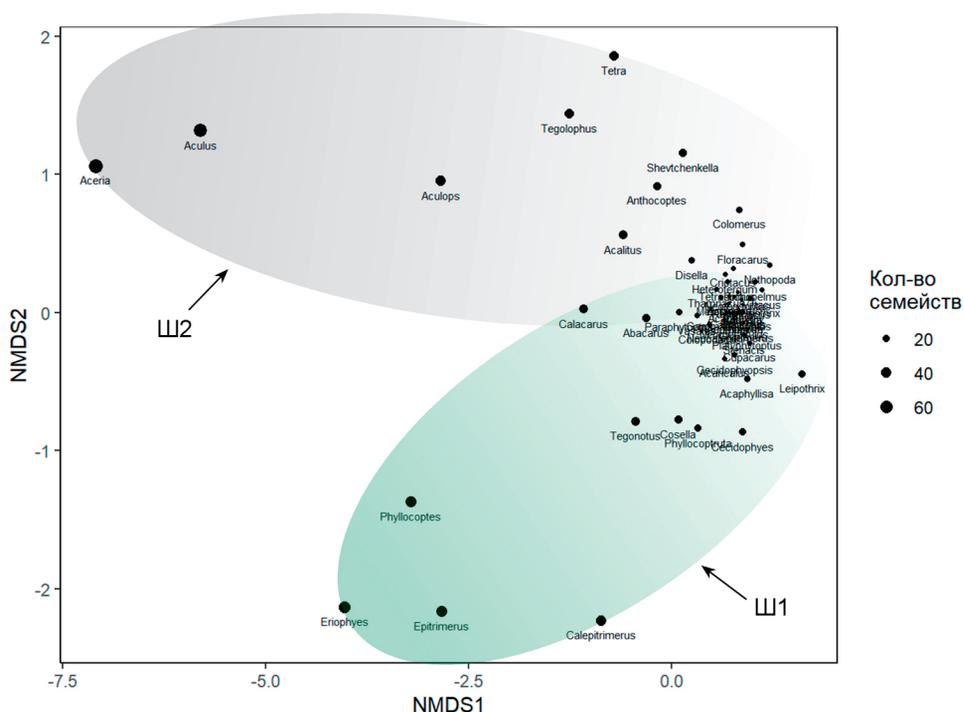


Рисунок 4. Визуализация результатов статистического анализа гостальных связей галловых клещей семейства Eriophyidae (многомерное шкалирование, минимальное искажение визуализации относительно исходной матрицы расстояний, Stress = 0.103). Положение родов галловых клещей отмечено черными кружками. Диаметр кружка отражает число семейств растений-хозяев, с которыми связаны клещи данного рода. Два шлейфа показаны зеленым (Ш1) и серым (Ш2) градиентом.

Figure 4. Visualization of the results of host-parasite relations statistical analysis of in gall mites from the family Eriophyidae (multidimensional scaling, minimal distortion of visualization relative to the original distance matrix, Stress = 0.103). The position of the genera of gall mites is marked with black circles. The diameter of the circle reflects the number of host plant families with which mites of this genus are associated. Two plumes are shown by green (W1) and gray (W2) gradients.

Эти результаты согласуются с высказанным нами ранее предположением о парной связи филогенетических ветвей E/P1 и A/P2 (Четвериков, 2015; Сухарева и др., 2017). Эта гипотеза противоречит современной классификации Eriophyoidea, подразумевающей, что группы A и E образуют подсем. Eriophyinae, а группы P1

и P2 – подсем. Phyllocoptinae (Amrine et al., 2003). Эти подсемейства различаются по габитусу и диагностируются на основе признаков опистосомы – ее формы и характера окольцовки. Мы полагаем, что в будущем в целях усовершенствования макро-систематики Etiophyoidea необходимо «перевзвесить» признаки надродовых таксонов и придать больший вес хетому и направлению щетинок, а не габитуальным признакам, которые могут быть весьма гомопластичны (Четвериков, 2015).

В целом, можно заключить, что состав СКВГЭ определяется не только особенностями растений хозяев, глобальными событиями в эволюции биосферы, способностью клещей к индукции разных типов галлов, гостальными переходами и симпатрической эволюцией, но и гостальными предпочтениями, свойственными крупным филогенетическим линиям галловых клещей. С этих позиций нарушение попарной связи (E/P1 и A/P2) в составе СКВГЭ может служить показателем «сложности» данного СКВГЭ и косвенно может указывать на длительность его формирования, произошедшие гостальные переходы и/или изменения скоростей эволюции в системе «галловые клещи – растения» под влиянием факторов среды. Дальнейшие работы по сравнительному анализу СКВГЭ, связанных с крупными доминирующими таксонами растений из различных биомов и биогеографических областей, необходимы для проверки этих гипотез и формирования целостного представления о феномене сингоспитальности у галловых клещей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 21-54-46003) и Турецкого научно-технологического исследовательского фонда (грант № 220N174).

Таксономический анализ проведен в рамках государственного задания ЗИН РАН (№ 122031100263-1).

FUNDING

This work was supported by Russian Foundation for Basic Research (grant № 21-54-46003), The Scientific and Technological Research Council of Turkiye (grant № 220N174).

Taxonomical analyses were supported by ongoing institutional funding of Zoological Institute of Russian Academy of Sciences (№ 122031100263-1).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

ETHICS APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

CONFLICT OF INTEREST

The authors of this work declare that they have no conflicts of interest.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бочков А.В., Миронов С.В. 2008. Феномен «филогенетической сингоспитальности» у акариформных клещей (Acari: Acariformes) – перманентных паразитов позвоночных. *Паразитология* 42(2): 81–100. [Bochkov A.V., Mironov S.V. 2008. Phenomen “philogeneticheskoy synhospitalnosti” u acariformnich kleschei (Acari: Acariformes) – permanentnich parazitov pozvonotchnich. *Parazitologia* 42(2): 81–100. (In Russian)].
- Борисова М.А., Богачев В.В., Маракаев О.А. 2012. Лесные формации западного флористического района Ярославской области. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук* 14(1): 4. [Borisova M.A., Bogachev V.V., Marakaev O.A. 2012. Forest formations of the Western floristic area of Yaroslavl Region. *Izvestiya of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences* 14(1): 4. (In Russian)].
- Пономарева Р.Е. 1978. Четырехногие клещи орехово-плодовых лесов Киргизии. Фрунзе, Илим, 74 с. [Ponomareva R.E. 1978. *Chetyriochnoгие kleschi orechovo-plodovich lesov Kirgizii*. Frunze, Ilim, 74 pp. (In Russian)].
- Сухарева С.И. 1992. Четырехногие клещи на злаках. СПб., Санкт-Петербургский Государственный университет, 232 с. [Sukhareva S.I. 1992. *Chetyriochnoгие kleschi na zlakach*. SPb., Saint Petersburg State University, 232 pp. (In Russian)].
- Сухарева С.И. 1994. Семейство Phytoptidae Murray, 1877 (Acari, Tetrapodili), его состав, структура и возможные пути эволюции. *Acarina* 2(1-2): 47–72. [Sukhareva S.I. 1994. Semeystvo Phytoptidae Murray, 1877 (Acari, Tetrapodili), ego sostav, struktura i vozmozhnie puti evolutsii. *Acarina* 2(1-2): 47–72. (In Russian)].
- Сухарева С.И., Паутов А.А., Додуева И.Е., Четвериков Ф.Е. 2017. Четырехногие клещи (Acariformes, Eriophyoidea) на розоцветных (Rosaceae): таксономическое разнообразие, паразито-хозяйинные отношения и способность к галлогенезу. *Энтомологическое обозрение* 96(4): 854–871. [Sukhareva S.I., Pautov A.A., Dodueva I.E., Chetverikov F.E. 2017. Chetyriochnoгие kleschi (Acariformes, Eriophyoidea) na rosocvetnykh (Rosaceae): taksonomicheskoe raznoobrazie, parasite-hozyaennie othoscheniya i sposobnost k gallogenesu. *Entomologicheskoe obozrenie* 96(4): 854–871. (In Russian)].
- Сухарева С.И., Четвериков Ф.Е. 2013. Морфологические преобразования при переходе от протогинной к дейтогинной форме самок у четырехногих клещей (Acari: Eriophyoidea). *Вестник Санкт-Петербургского университета* 3(1): 3–15. [Sukhareva S.I., Chetverikov F.E. 2013. Morphologichesknie preobrazovaniya pri perehode ot protoginnoy k deitoginnoy forme samok u chetyriohnogih kleschey (Acari: Eriophyoidea). *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta* 3(1): 3–15. (In Russian)].
- Толмачёв А.И. 1974. Введение в географию растений. Ленинград, ЛГУ, 245 с. [Tolmachev A.I. 1974. *Vvedeniye v geographiyu rastenyi*. Leningrad, LSU, 245 pp. (In Russian)].
- Четвериков Ф.Е. 2015. Эволюционная пластичность высокоспециализированных организмов на примере эриофионидей (Acariformes: Eriophyoidea). *Журнал общей биологии* 76(1): 15–25. [Chetverikov F.E. 2015. Evolutsionnaya plastichnost vysokospecializirovannykh organizmov na primere eriophioidei (Acariformes: Eriophyoidea). *Zhurnal Obshchei biologii* 76(1): 15–25. (In Russian)].
- Четвериков Ф.Е. 2016. Основные направления эволюции четырехногих клещей (Eriophyoidea). В кн.: Галактионов К.В. (ред.). Коэволюция паразитов и хозяев. Труды Зоологического института РАН, Приложение 4. СПб., издательство ЗИН РАН, 349–376. [Chetverikov F.E. 2016. Osnovnie napravleniya evolutsii chetyriohnogih kleschei (Eriophyoidea). In: Galaktionov K.V. (eds). *Coevolutsia parazitov i hozyaev. Trudy Zoologicheskogo instituta RAN, Prilozheniye 4*. SPb., izdatelstvo ZIN RAS, 349–376. (In Russian)].
- Четвериков Ф.Е., Вишняков А.Э., Додуева И.Е., Лебедева М.А., Сухарева С.И., Шаварда А.Л. 2015. Галлогенез, индуцируемый четырехногими клещами (Acariformes: Eriophyoidea). *Паразитология* 49(5): 365–375. [Chetverikov F.E., Vishnyakov A.E., Dodueva I.E., Lebedeva M.A., Sukhareva S.I., Shavarda A.L. 2015. Gallogenesis induced by eriophyoids (Acariformes: Eriophyoidea). *Parazitologia* 49(5): 365–375. (In Russian)].
- Amrine J.W., Stasny T.A. 1994. *Catalog of the Eriophyoidea (Acarina: Prostigmata) of the world*. West Bloomfield, Indira Publishing House, 798 pp.
- Amrine J.W.Jr., Stasny T.A.H., Flechtmann C.H.W. 2003. *Revised keys to the world genera of the Eriophyoidea (Acari: Prostigmata)*. West Bloomfield, Indira Publishing House, 244 pp.
- Bagnjuk I. G., Sukhareva S. I., Shevchenko V. G. 1998. Major trends in the evolution of four-legged mites as a specialized group (using families Pentasetacidae Shev., Nalepellidae Roiv. and Phytoptidae Murray (Acari: Tetrapodili) as examples). *Acarina* 6(1-2): 59–76.
- Baker E.W., Kono T., Amrine J.W. Jr., Delfinado-Baker M., Stasny T.A. 1996. *Eriophyoid Mites of the United States*. West Bloomfield, Indira Publishing House, 394 pp.

- Bolton S.J., Chetverikov P.E., Klompen H. 2017. Morphological support for a clade comprising two vermiform mite lineages: Eriophyoidea (Acariformes) and Nematolycidae (Acariformes). *Systematic and Applied Acarology* 22(8): 1096–1131. <https://doi.org/10.11158/saa.22.8.2>
- Bolton S.J., Chetverikov P.E., Ochoa, R., Klimov P.B. 2023. Where Eriophyoidea (Acariformes) Belong in the Tree of Life. *Insects* 14: 527. <https://doi.org/10.3390/insects14060527>
- Bolton S.J., Bauchan G.R., Chetverikov P.E., Ochoa R., Klompen H. 2018. A rudimentary sheath for the smallest of “biting” chelicerae: the mouthparts of Cunliffea (Nematolycidae) and a new hypothesis on the origin of the stylet sheath of Eriophyoidea (Acariformes). *International Journal of Acarology* 44(8): 374–381. <https://doi.org/10.1080/01647954.2018.1488274>
- Bréda N., Huc R., Granier A., Dreyer E. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63(6): 625–644. <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>
- Chandrapatya A., Konvipasruang P., Amrine J.W. 2017. Catalog of Thai Eriophyoidea (Acari: Prostigmata) with illustrations and keys to genera of Thai mites. Bangkok, Ku Digital Printing Center, Kasetsart University, 526 pp.
- Chen Z-D., Manchester S.R., Sun H-Y. 1999. Phylogeny and evolution of the Betulaceae as inferred from DNA sequences, morphology, and palaeobotany. *American Journal of Botany* 86 (8): 1168–1181. <https://doi.org/10.2307/2656981>
- Chetverikov P.E. 2011. *Phytoptus atherodes* n. sp.(Acari: Eriophyoidea: Phytoptidae) and a supplementary description of *Phytoptus hirtae* Roivainen 1950 from sedges (Cyperaceae). *Zootaxa* 3045(1): 26–44.
- Chetverikov P.E., Craemer C., Cvrković T., Klimov P.B., Petanović R.U., Romanovich A.E., Sukhareva S.I., Zukoff S.N., Bolton S., Amrine J. 2021. Molecular phylogeny of the phytoparasitic mite family Phytoptidae (Acariformes: Eriophyoidea) identified the female genital anatomy as a major macroevolutionary factor and revealed multiple origins of gall induction. *Experimental and Applied Acarology* 83(1): 1–38. <https://doi.org/10.1007/s10493-020-00571-6>
- Chetverikov P.E., Craemer C., Gankevich V.D., Zhuk A.S. 2023. Integrative taxonomy of the gall mite *Nothopoda todeica* n. sp. (Eriophyoidea) from the disjunct Afro-Australasian fern *Todea barbara*: morphology, phylogeny, and mitogenomics. *Insects* 14(6): 507. <https://doi.org/10.3390/insects14060507>
- Chetverikov P.E., Rector B.G., Tonkel K., Dimitri L., Cheglakov D.S., Romanovich A.E., Amrine J. 2022. Phylogenetic position of a new *Trisetacus* mite species (Nalepellidae) destroying seeds of North American junipers and new hypotheses on basal divergence of Eriophyoidea. *Insects* 13: 201. <https://doi.org/10.3390/insects13020201>
- Chetverikov P.E., Bertone M. 2022. First rhyncaphytophagous mite (Eriophyoidea, Diptilomiopidae) parasitizing American hazelnut (*Corylus americana*): molecular identification, confocal microscopy, and phylogenetic position. *Experimental and Applied Acarology* 88(1): 75–95. <https://doi.org/10.1007/s10493-022-00740-9>
- Chetverikov P.E. 2016. Generic delimitation between *Fragariocoptes* and *Sierraphytoptus* (Acari: Eriophyoidea: Phytoptidae) and a supplementary description of *Fragariocoptes gansuensis* with remarks on searching for mummified eriophyoid mites in herbaria under UV light. *Zootaxa* 4066(3): 271–290.
- Chetverikov P.E., Sukhareva S.I. 2009. A revision of the genus *Sierraphytoptus* Keifer 1939 (Eriophyoidea, Phytoptidae). *Zootaxa* 2309(1): 30–42.
- Cotte J. 1910. Nouvelle acarocécidie de *Crataegus oxyacanthoides* Thuill. *Comptes Rendus des Seances de la Societe de Biologie et de ses Filiales* 68: 643–645 .
- Craemer C., Saccaggi D.L. 2013. Frequent quarantine interception in South Africa of grapevine *Colomerus* species (Trombidiformes: Prostigmata: Eriophyoidea): taxonomic and distributional ambiguities. *International Journal of Acarology* 39(3): 239–243.
- De Lillo, E., Fontana, P. 1996. New Eriophyoid mites (Acari Eriophyoidea) from Italy II. *Entomologica* 30: 135–146.
- Desnitskiy A.G., Chetverikov P.E. 2022. Induction of leaf galls by four-legged mites (Eriophyoidea) as a problem of developmental biology. *Russian Journal of Developmental Biology* 53 (1): 6–14. <https://doi.org/10.1134/S1062360422010039>
- Desnitskiy A.G., Chetverikov P.E., Ivanova L.A., Kuzmin I.V., Ozman-Sullivan S.K., Sukhareva S.I. 2023. Molecular aspects of gall formation induced by mites and insects. *Life* 13(6): 1347. <https://doi.org/10.3390/life13061347>
- Donoghue M.J., Bell C.D., Li J. 2001. Phylogenetic patterns in Northern Hemisphere plant geography. *International Journal of Plant Sciences* 162 (6 Suppl.): S41–S52.
- Eichler W. 1969. Two new evolutionary terms for speciation in parasitic animals. *Systematic Zoology* 15: 216–218.

- Farkas H. 1965. Spinnentiere: Eriophyidae (Gallmilben). Budapest, Quelle & Meyer, 155 pp.
- Flechtmann C.H., Figueiredo E.S. 2020. A deleterious diptilomipid mite (Acari: Eriophyoidea): host plant relationship. *Entomological Communications* 2: ec02010–ec02010. <https://doi.org/10.37486/2675-1305.ec02010>
- Harris, S., 2004. Temperate ecosystems. Alders, Birches and Willows. In: Burley J. (ed.). *Encyclopedia of forest sciences*. Oxford, Elsevier, 1414–1419.
- Hong X., Zhang Z. 1996. The eriophyoid mites of China: an illustrated catalog and identification keys (Acari: Prostigmata: Eriophyoidea). Gainesville, USA, Associated Publishers, 318 pp.
- Keifer H.H. 1939. Eriophyid studies III. *Bulletin of the California Department of Agriculture* 28(2): 144–155.
- Keifer H.H., Baker E.W., Kono T., Delfinado M., Styer W.E. 1982. An illustrated guide to plant abnormalities caused by eriophyid mites in North America. U.S. Department of Agriculture, *Agriculture Handbook* № 573, 178 pp.
- Keifer H.H. 1975. Eriophyoidea Nalepa. Injurious eriophyoid mites. In: Jeppson L.R., Keifer H.H., Baker E.W. (eds). *Mites injurious to economic plants*. University of California Press, Berkeley, 327–533.
- Klimov P.B., OConnor B.M., Chetverikov P.E., Bolton S.J., Pepato A.R., Mortazavi A.L., Tolstikov A.V., Bauchan G.R., Ochoa R. 2018. Comprehensive phylogeny of acariform mites (Acariformes) provides insights on the origin of the four-legged mites (Eriophyoidea), a long branch. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 119: 105–117. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.10.017>
- Klimov P.B., Chetverikov P.E., Dodueva I.E., Vishnyakov A.E., Bolton S.J., Paponova S.S., Lutova L.A., Tolstikov A.V. 2022. Symbiotic bacteria of the gall-inducing mite *Fragariocoptes setiger* (Eriophyoidea) and phylogenomic resolution of the eriophyoid position among Acari. *Scientific Reports* 12: 3811. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-07535-3>
- Labandeira C.C., Prevec R. 2014. Plant paleopathology and the roles of pathogens and insects. *International Journal of Paleopathology* 4: 1–16.
- Li H.S., Xue X.F., Hong X.Y. 2014. Homoplastic evolution and host association of Eriophyoidea (Acari, Prostigmata) conflict with the morphological-based taxonomic system. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 78: 185–198.
- Lindquist E.E. 1996a. External anatomy and notation of structures. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W., Bruin J. (eds.). *Eriophyid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests. Amsterdam, Elsevier Science Publishing, 6, 3–31. [http://dx.doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80003-0](http://dx.doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80003-0)
- Lindquist E.E. 1996b. Phylogenetic relationships. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W., Bruin J. (Eds). *Eriophyid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests. Amsterdam, Elsevier Science Publishing, 6, 301–327.
- Lotfollahi P., de Lillo E. 2017. Eriophyoid mites from ferns: description of a new *Leipothrix* Keifer species (Eriophyidae: Phyllocoptinae) from the Arasbaran forests (Iran) and a key to the world species. *Acarologia* 57(4): 731–745.
- Marinković S., Chetverikov P.E., Cvrković T., Vidović B., Petanović R. 2019. Supplementary description of five species from the genus *Cecidophyopsis* (Eriophyoidea: Eriophyidae: Cecidophyinae). *Systematic and Applied Acarology* 24(8): 1555–1578. <http://doi.org/10.11158/saa.24.8.15>
- Nalepa A. 1889. Beitrage zur Systematik der Phytopten. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften* 98(1): 112–156 + 9 pls.
- Nalepa A. 1890. Zur Systematik der Gallmilben. *Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften* 99(2): 40–69 + 7 pls. *Sitzungsberichte*
- Nalepa A. 1891. Neue Gallmilben. *Nova acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum* 55(6): 362–395 + 4 pls.
- Nalepa A. 1893. Neue Gallmilben (6 Fortsetzung). *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften* 30(4): 31–32. P2 on Rosaceae
- Nalepa A. 1898. Eriophyidae (Phytoptidae). *Das Tierreich. Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen*. Berlin. 4. Lief., Acarina: ix + 74 pp.
- Nalepa A. 1909. Neue Gallmilben (30 Fortsetzung). *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften* 46(10): 116–117.
- Nalepa A. 1919. Revision der auf den Betulaceen Mitteleuropas Gallen erzeugenden *Eriophyes*-Arten. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 69(1-5): 25–51.
- Nalepa A. 1922. Zur Kenntnis der Milben gallen einiger Ahornarten und ihrer Erzeuger. *Marcellia* 19(1-3): 3–33.
- Nalepa A. 1926. Zur Kenntnis der auf den einheimischen Pomaceen und Amygdaleen lebenden *Eriophyes*-Arten. *Marcellia* 22(1–6): 62–88.

- Nalepa A. 1929. Neuer Katalog der bisher Beschriebenen Gallmilben, ihrer Gallen und Wirtspflanzen. *Marcellia* 25(1–4): 67–183.
- Navia D., Duarte M.E., Flechtman C.H. 2021. Eriophyoid mites (Acari: Prostigmata) from Brazil: an annotated checklist. *Zootaxa* 4997(1): 1–152.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H., Szoecs E, Wagner H. 2019. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pepato A.R., Costa S.G.D.S., Harvey M.S., Klimov P.B. 2022. One-way ticket to the blue: A large-scale, dated phylogeny revealed asymmetric land-to-water transitions in acariform mites (Acari: Acariformes). *Molecular Phylogenetic and Evolution* 177: 107626. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107626>
- Petanović R., Stanković S. 1999. Catalog of the Eriophyoidea (Acari: Prostigmata) of Serbia and Montenegro. Beograd, The Entomological Society of Serbia, 143 pp.
- Petanović R.U., Amrine J.W., Chetverikov P.E., Cvrković T.K. 2015. Eriocaenus (Acari: Trombidiformes: Eriophyoidea), a new genus from Equisetum spp. (Equisetaceae): morphological and molecular delimitation of two morphologically similar species. *Zootaxa* 4013(1): 51–66.
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- RStudio Team. 2019. RStudio: Integrated development environment for R / RStudio Team. – Boston: RStudio, Inc. URL: <http://www.rstudio.com>
- Sabelis M.W., Bruin J. 1996. Evolutionary ecology: Life history patterns, food plant choice and dispersal. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W., Bruin J., (eds). *Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests. Amsterdam, Elsevier Science Publishing, 6, 329–366.
- Saccaggi D.L., Maboei P., Powell C., Ngubane-Ndhlovu N.P., Allsopp E., Wesley-Smith J., van Asch B. 2022. Towards solving the “Colomerus vitis conundrum”: Genetic evidence reveals a complex of highly diverged groups with little morphological differentiation. *Diversity* 14(5): 342.
- Sidorchuk E.A., Schmidt A.R., Ragazzi E., Roghid G., Lindquist E. 2015. Plant-feeding mite diversity in Triassic amber (Acari: Tetrapodili). *Journal of Systematic Palaeontology* 13(2): 129–151.
- Skoracka A., Lewandowski M., Boczek J. 2005. A catalogue of eriophyoid mites (Acari: Eriophyoidea) of Poland. Warszawa, Natura optima dux Foundation, 197 pp.
- Skoracka A., Smith L., Oldfield G., Cristofaro M., Amrine J.W. 2010. Host-plant specificity and specialization in eriophyoid mites and their importance for the use of eriophyoid mites as biocontrol agents of weeds. *Experimental and Applied Acarology*. 51: 93–113. https://doi.org/10.1007/978-90-481-9562-6_6
- Soika G., Kozak M. 2011. Problems with the taxonomy of *Phytoptus tetratrichus* Nalepa 1890 (Acari: Eriophyoidea) inhabiting *Tilia* spp.: Analysis based on morphological variation among individuals. *Zootaxa* 2988(1): 37–52.
- Soika G., Kozak M. 2013. *Eriophyes* species (Acari: Eriophyoidea) inhabiting lime trees (*Tilia* spp.: Tiliaceae) – supplementary description and morphological variability related to host plants and female forms. *Zootaxa* 3646(4): 349–385.
- Sullivan G.T., Ozman-Sullivan S.K. 2021. Alarming evidence of widespread mite extinctions in the shadows of plant, insect and vertebrate extinctions. *Austral Ecology* 46(1): 163–176.
- Westphal E. 1992. Cecidogenesis and resistance phenomena in mite-induced galls. In: Shorthouse J., Rohfritsch O. (Eds). *Biology of Insect-Induced Galls*. New York, Oxford Univ. Press, 141–156.
- Wickham H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York, Springer Verlag, 260 pp.
- Wickham H., Bryan J. 2019. readxl: Read Excel Files. <https://readxl.tidyverse.org>, <https://github.com/tidyverse/readxl>
- Wickham H., Francois R., Henry L., Muller K. 2021. dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R package version 1.0.6. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>
- Xie W. 2013. Three new species of the genus *Aculops* Keifer (Eriophyoidea: Eriophyidae: Phyllocoptinae) from Shanxi. *Entomotaxonomia* 35(4): 316–318.
- Xue X.F., Dong Y., Deng W., Hong X.Y., Shao R. 2017. The phylogenetic position of eriophyoid mites (superfamily Eriophyoidea) in Acariformes inferred from the sequences of mitochondrial genomes and nuclear small subunit (18S) rRNA gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 109: 271–282.
- Xue X.F., Song Z.W., Hong X.Y. 2008. Eight new species of the genus *Aculus* Keifer (Acari: Eriophyidae) from China. *Zootaxa* 1721: 38–39.

SYNHOSPITALITY OF ERIOPHYOID MITES
(ACARIFORMES, ERIOPHYOIDEA):
TAXONOMIC ANALYSIS OF GALL-FORMING MITE SPECIES COMPLEXES
ON BOREAL WOODY DICOTYLEDONS

S. I. Sukhareva, D. A. Aristov,
V. D. Gankevich, A. G. Desnitskiy,
S. K. Ozman-Sullivan, P. E. Chetverikov

Keywords: galls, gallogenesis, phytoparasites, mites, host relationships, symbiosis, multidimensional scaling

SUMMARY

Microscopic mites of the Eriophyoidea superfamily are characterized by an ability to cause the growth of galls on plants. Synhospital complexes of gall-forming Eriophyoidea (SCGE) species are formed by several species of gall mites coexisting on the same host plant. To assess the phenomenon of synhospitality, we investigated the features of the taxonomic composition and diversity of galls formed by eriophyoid mites on boreal woody dicotyledons and carried out a statistical analysis of the host relationships of different gall mite genera from the Eriophyidae family. We found out that phylogenetically closely related hosts within biogeographically integral territories possess the similar SCGE. During colonization of plants, gall mites demonstrate a high ability to cryptic speciation, which leads to genesis of morphologically similar mite species that cause the formation of different types of galls. Host preferences of gall mites belonging to the different supergenera groups play an important role in the formation of the SCGE, which determines the differences in mite taxa spectra associated with hosts from different families. In general, the results of the work demonstrate that the synhospitality of Eriophyoidea is not a random process, but is the result of a long-term coadaptation in the “parasite–host” system. This is one of the phenomena reflecting the stages of the global historical process of the colonization of Embriophyta plants by mites of the Eriophyoidea superfamily.

УДК 595.421+582.282

ОЦЕНКА ВИРУЛЕНТНОСТИ ИЗОЛЯТОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЭНТОМОПАТОГЕННЫХ АНАМОРФНЫХ АСКОМИЦЕТОВ (FUNGI, ASCOMYCOTA) В ОТНОШЕНИИ ВЗРОСЛЫХ ОСОБЕЙ КЛЕЩА *IXODES PERSULCATUS*

© 2024 г. Б. А. Борисов^{а, *}, Л. А. Беспятова^б,
Г. Р. Леднёв^с, М. В. Левченко^с, С. В. Бугмырин^{б, **}

^а ООО «АгроБиоТехнология»,

Кронштадтский бульвар, 7-4, Москва, 125212 Россия

^б Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

^с Всероссийский институт защиты растений,
ш. Подбельского, 3, Санкт-Петербург, Пушкин, 196608 Россия

* e-mail: borborisov@mail.ru

** e-mail: sbugmyr@mail.ru

Поступила в редакцию 12.07.2023 г.

После доработки 17.01.2024 г.

Принята к публикации 21.01.2024 г.

Энтомопатогенные грибы (ЭПГ) играют в природе важную роль в сдерживании численности многих членистоногих. Данные об их летальном действии на иксодовых клещей (Ixodidae) касаются в основном южных теплолюбивых видов, большей частью не встречающихся в Европе. Целью данного исследования была лабораторная оценка вирулентности девяти отобранных психротолерантных изолятов ЭПГ *Beauveria bassiana* s. l. (6), *Akanthomyces* cf. *muscarius* (2) и *Metarhizium anisopliae* s. l. (1) при умеренной среднесуточной температуре +14°C. Для этого были использованы взрослые особи таежного клеща (*Ixodes persulcatus* Schulze, 1930), собранные в конце мая в Кондопожском районе Республики Карелия. При этих температурных условиях и применении для заражения суспензий с концентрацией инфекционных спор (конидий) 3×10^7 в 1 мл все изоляты оказали летальное действие на клещей. Среди них наиболее вирулентным и быстро действующим оказался изолят *B. bassiana* s. l. CСi-Ar (SI)14 из Архангельской области, Б. Соловецкий остров (N 65°, E 35°), уничтоживший через 9 суток 70%, а через 11 – 95% особей. При этом по сравнению с самками для самцов клеща была характерна несколько более высокая скорость гибели от грибных инфекций. Потенциальная пригодность некоторых изолятов ЭПГ для биологического контроля численности популяций иксодовых клещей при пониженных температурах, показанная в данном исследовании, требует подтверждения в дальнейших испытаниях в реальных природных условиях, особенно в рекреационных зонах, активно посещаемых населением.

Ключевые слова: таежный клещ, Ixodidae, биологический контроль, возбудители микозов беспозвоночных, *Beauveria*, *Akanthomyces*, *Metarhizium*

DOI: 10.31857/S0031184724020030, EDN: YNPKYS

Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (Acarina, Ixodidae) – один из основных переносчиков и долговременных хранителей возбудителей наиболее опасных трансмиссивных болезней человека, в том числе клещевого энцефалита и иксодовых клещевых боррелиозов по всему ареалу вида. В настоящее время на большей части территории Республики Карелия таежный клещ преобладает и по обилию, и по широте расселения относительно второго эпидемиологически важного вида – европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) (Беспятова, Бугмырин, 2012, 2021; Bugmyrin et al., 2013, 2019). Это и определило актуальность изучения потенциальных агентов для биологического контроля численности таежного клеща в Карелии.

Энтомопатогенные грибы (далее ЭПГ) расцениваются наиболее перспективными естественными врагами иксодид (Ment et al., 2010; Klingen, van Duijvendijk, 2016; Ub, Narladkar, 2018). Контактный способ внедрения в хозяев через кутикулярные покровы дает этим грибам явное преимущество над вирусами и бактериями, которые заражают членистоногих перорально, но почти не способны инфицировать гематофагов через режуще-сосущий ротовой аппарат.

К настоящему времени известно порядка 20 видов ЭПГ, трофически связанных в природе с иксодовыми клещами (Samish et al., 2008). Это, прежде всего, представители отдела сумчатых грибов (Ascomycota) из относящихся к разным порядкам родов *Akanthomyces* (= *Lecanicillium*), *Aspergillus*, *Beauveria*, *Cordyceps* (= *Isaria*), *Fusarium*, *Hirsutella*, *Metarhizium*, *Purpureocillium* и *Tolypocladium*.

В литературе имеется большой ряд сообщений о видовом составе, распространенности и уровне заражения ЭПГ конкретных видов клещей. Так, было показано (Kalsbeek et al., 1995), что особи *I. ricinus*, собранные из шерсти мелких грызунов и оленей в Дании, были заражены видами *Beauveria bassiana* s. l., *B. brongniartii* s. l., *Cordyceps farinosa* (устаревшие прежние названия: *Isaria farinosa*, *Paecilomyces farinosus*), *C. fumosorosea* (*I. fumosorosea*, *P. fumosoroseus*), *Akanthomyces lecanii* (*Lecanicillium lecanii*, *Verticillium lecanii*). При этом микозы чаще всего встречались у напитавшихся (22%) и голодных самок (10%), тогда как инфекции у самцов, нимф и личинок не превышали 1%. В Чехии самки этого же вида клеща, собранные в летний период, были поражены *Beauveria* spp., а также условно-патогенными видами грибов из родов *Aspergillus*, *Fusarium* и *Mucor* (Samsinakova et al., 1974). *B. bassiana* s. l. был также изолирован из самок *Boophilus microplus* (Fernandes et al., 2003). Есть сведения об обнаружении *B. bassiana* s. l. и *B. pseudobassiana* на *I. ricinus* в Молдавии (Munteanu et al., 2014). Имеются данные, что в Европе природные спонтанные микозы могут приводить к летальному исходу до 50% клещей рода *Dermacentor* и других иксодид (Samish, Rehacek, 1999). Однако подобных данных не так много, что связано с трудностями сбора клещей, пораженных ЭПГ, и поэтому роль природных грибных инфекций в популяционной динамике иксодид явно недооценена (Chandler et al., 2000).

В разработке коммерческих микоакарицидов, которые можно использовать для биоконтроля этих клещей, наибольший интерес представляют гипокреальные (порядок Нуроскреалес) ЭПГ из родов *Beauveria* и *Metarhizium*. Показано, что при обработке растений, заселённых клещами *Rhipicephalus appendiculatus* и *Amblyomma variegatum*, масляными суспензиями *B. bassiana* и *M. anisopliae* с титром 1×10^9 конидий/мл смертность личинок и нимф достигала 80–100%, а взрослых особей – 80–90% (Каауа, Hassan, 2000). При этом, если в контрольной группе жизнеспособность

яиц клещей составляла 98%, то в вариантах с использованием этих ЭПГ она не превышала 30 и 50% соответственно. В Австрии были проведены работы по использованию *M. brunneum* (промышленный штамм VIPESCO 5) путем опрыскивания растительности в массовых очагах *I. ricinus* в зонах отдыха населения, показавшие весьма обнадеживающие результаты (Strasser et al., 2007). В США промышленный штамм F52 гриба *M. brunneum* был одобрен в качестве продуцента биопрепаратов Tick-EX EC и Tick-EX G для контроля численности гематофаговых пастбищных клещей (<https://www3.epa.gov>). Для *I. persulcatus* подобные данные фактически отсутствуют (Alekseev, 2011; Шашина и др., 2021). Для Республики Карелия есть лишь одна работа (Беспятова, Бобровских, 1988) по изучению ЭПГ как возможных регуляторов численности иксодовых клещей.

В связи с этим целью настоящего исследования был первичный скрининг изолятов ЭПГ разного природно-климатического происхождения из двух близких семейств порядка Нурочеалес: *B. bassiana* s. l., *A. cf. muscarius* (сем. Cordycipitaceae) и *M. anisopliae* s. l. (сем. Clavicipitaceae) по признаку вирулентности в отношении таежного клеща.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В условиях европейского севера России, включая территорию Карелии, взрослые клещи *Ixodes persulcatus* активизируются весной вскоре после схода снега, и пик нападения на людей чаще всего приходится на май–июнь, когда среднесуточные температуры находятся в диапазоне +10...+15°C (Бугмырин и др., 2023; Bugmyrin, Bespyatova, 2023). Однако у большинства штаммов ЭПГ оптимальными для развития в культуре и реализации вирулентных свойств являются температуры +23...+28°C. В связи с этим на первом этапе из большой серии природных коллекционных изолятов (более 40) разных видов ЭПГ из многих регионов России, а также Казахстана и Абхазии были отобраны только те, которые при температуре +7 ± 0.5°C образовывали на агаризованной модифицированной питательной среде Сабуро с 0.6% дрожжевого экстракта в чашках Петри через 30 суток наиболее крупные колонии диаметром от 1.5 см и более. Таковыми оказались 11 изолятов, из которых в данном исследовании были задействованы 9: *B. bassiana* s. l. – 6, *A. cf. muscarius* – 2 и *M. anisopliae* s. l. – 1 изолят (табл. 1).

Затем с периферической части полученных 45-суточных колоний этих культур, выросших при +7°C, стерильным скальпелем вырезали кусочки ≈1 см² мицелиально-споровой биомассы и использовали их в качестве инокулята для дальнейших рассевов на разлитую в чашки Петри по 20 мл жидкую модифицированную среду Сабуро. На ней изоляты выращивали в течение месяца поверхностным способом при температуре +21 ± 1°C, после чего плёнки грибной биомассы гомогенизировали в стерильной дистиллированной воде, фильтровали через мелкоячеистую капроновую ткань, определяли концентрацию спор микроскопией с использованием счётной камеры Горяева и доводили её до единого для всех изолятов «стандарта» – 3×10⁷ спор (конидий) в 1 мл. Для двух изолятов (*B. bassiana* s. l. Col-Mag17 и *A. cf. muscarius* IP-Irk17-5) были также приготовлены суспензии с утроенной концентрацией 9×10⁷ спор/мл. До момента использования полученные суспензии хранили 10 дней в стерильных пластиковых пробирках в холодильнике при температуре +5 ± 1°C.

Сбор взрослых иксодид был проведен с растительности общепринятым флажковым методом в период с 23 по 27 мая 2018 г. в окрестностях стационара ИБ КарНЦ РАН (Кондопожский район, д. Гомсельга, 62.07° с.ш., 33.96° в.д.). Было собрано около 1000 особей самцов и самок *I. persulcatus*. Непосредственно перед закладкой опыта (28 мая) хранившихся в холодильнике клещей осматривали, отбирали из них наиболее активных (подвижных) особей и раскладывали в пластиковые пробирки типа Эппендорф. В каждую пробирку объёмом 2.5 мл помещали по 8 самок и 8 самцов в расчёте на одну повторность. Каждый вариант закладывали в четырех повторностях.

Таблица 1. Происхождение изолятов энтомопатогенных грибов, использованных в эксперименте

Table 1. The origin of entomopathogenic fungal isolates used in the experiment

№ п/п	Изоляты грибов	Географическое происхождение	Источники выделения в культуру
1	<i>Beauveria bassiana</i> s. l. Col-Mag17	Магаданская обл.	Остатки имаго жука (Coleoptera) ¹
2	<i>B. bassiana</i> s. l. CCi-Ar(SI)14	Архангельская обл., остров Большой Соловецкий	Имаго жука-долгоносика <i>Phyllobius</i> sp. (Coleoptera, Curculionidae) в подстилке
3	<i>B. bassiana</i> s. l. IP-Irk17-2	Иркутская обл., окрестности Байкальского тракта (пос. Листвянка)	Самка клеща <i>Ixodes persulcatus</i> ²
4	<i>B. bassiana</i> s. l. Li-MR(G)17-2	Московская обл., Одинцовский район	Зимующее имаго берёзовой моли <i>Argyresthia goedartella</i> (Lepidoptera, Argyresthiidae)
5	<i>B. bassiana</i> s. l. CS-KR12	Краснодарский край, окрестности г. Сочи, Хостинский район, холодная карстовая пещера	Глинистые отложения
6	<i>B. bassiana</i> s. l. DE-Ab14	Респ. Абхазия, Гульрипшский район, окрестности с. Амткел, холодная карстовая пещера	Имаго пещерника кавказского <i>Dolichopoda euxina</i> (Orthoptera, Rhaphidophoridae) ³
7	<i>Akanthomyces</i> cf. <i>muscarius</i> IP-Irk17-5	Иркутская обл., окрестности Байкальского тракта (пос. Листвянка)	Самка клеща <i>Ixodes persulcatus</i> ²
8	<i>A.</i> cf. <i>muscarius</i> Nov-S16	Краснодарский край, г. Сочи, Хостинский район, Агурское ущелье	Кладка яиц клопа (Heteroptera) на листе лавровишни
9	<i>Metarhizium anisopliae</i> s. l. CAI-MR17	Московская обл., Воскресенский район	Личинка бронзовки золотистой <i>Cetonia aurata</i> (Coleoptera, Scarabaeidae) в компостной куче

Примечания. Образцы членистоногих, которые были поражены грибными инфекциями и из которых были выделены использованные в эксперименте изоляты, авторам любезно предоставили:

¹ И.В. Сендерский (Всероссийский институт защиты растений, С.-Петербург – Пушкин),

² Н.И. Шашина (Научно-исследовательский институт дезинфектологии, Москва),

³ А.В. Коваль (Всероссийский институт защиты растений, С.-Петербург – Пушкин).

Для заражения изолятами ЭПГ в пробирки с клещами вносили по 0.4 мл споровых суспензий с добавлением эмульгатора СильветГолд (0.01%). После этого пробирки встряхивали в течение 5 с, а затем клещей быстро переносили с помощью тонких пинцетов в пластиковые чашки Петри ($d = 8.8$ см) на диски фильтровальной бумаги, равномерно смоченные 0.5 мл стерильной воды. В контрольном варианте клещей погружали на 5 с в 0.4 мл 0.01%-ного водного раствора СильветГолда. Всего для 12 вариантов (11 опытных и 1 контрольный) эксперимента было использовано 768 особей (384 самок и 384 самца) *I. persulcatus*.

Чашки с клещами герметизировали лентами «Paraphilm M» и перенесли в прохладное темное помещение. Температуру и относительную влажность воздуха регистрировали каждые 2 часа логгером DS1923, помещенным в пустую герметизированную чашку Петри с фильтровальной бумагой, смоченной 0.5 мл 0.01%-ного раствора СильветГолда. На протяжении опыта температура воздуха в ночные часы колебалась в пределах $+4 \dots +11^{\circ}\text{C}$, в дневные часы – $+11 \dots +18^{\circ}\text{C}$ (средняя около $+14^{\circ}\text{C}$) при относительной влажности воздуха внутри чашек 100%.

Для оценки смертности клещей чашки Петри просматривали под бинокляром, не вскрывая, через 3, 5, 7, 9, 11, 17 и 21 сутки, подсчитывая количество мертвых особей. Через 3 недели опыт был остановлен. К этому времени часть погибших клещей покрывалась мицелием грибов; их отдельно переносили тонкими иглами по вариантам и повторностям на предметные стёкла. Мёртвых, но не обросших мицелием клещей, помещали во влажные камеры (в чашки Петри на предметные стёкла поверх мокрой ваты) на 10 суток в термостат при $+24 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$. Затем все опутанные мицелием с дочерним спороношением трупы клещей осматривали под микроскопом для подтверждения их гибели от целевых микозов.

Значимость различий уровня смертности клещей в вариантах опыта и контроля оценивали по наименьшей существенной разности (НСР). Если фактическая разность между данными по смертности в каких-либо вариантах и в контрольном варианте оказывалась больше рассчитанного значения НСР_{05} , то она считалась значимой. Действие изолятов на уровень смертности самцов и самок иксодовых клещей в разные дни эксперимента оценивали с использованием однофакторного дисперсионного анализа (PerMANOVA). Расчёты выполнены в программе PAST v4.05 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В контрольном варианте первые единичные погибшие особи таежного клеща были зарегистрированы через 7 суток после закладки опыта, но лишь через 3 недели средняя смертность здесь возросла до 15.6%, тогда как в большинстве других вариантов, начиная с 7 суток, она значимо превышала контрольные показатели (табл. 2).

По результатам однофакторного дисперсионного анализа межгрупповые различия по уровню смертности клещей ($p < 0.05$) от разных изолятов грибов (исключая контроль) также начинали проявляться через 7 суток.

В вариантах опыта с использованием суспензий с концентрацией спор (конидий) 3×10^7 в 1 мл наиболее высокие, с большим отрывом, значения были получены для изолята *B. bassiana* s. l. CCI-Ar(SI)14 (Архангельская обл.): уже через 7 суток средняя смертность клещей в этом варианте достигла более 45%, через 9 суток возросла до 70%, а через 11 – до 95%. И лишь к семнадцатым суткам по акарицидной активности его «догнал» изолят *B. bassiana* s. l. Col-Mag17 (Магаданская обл.). Все остальные использованные изоляты ЭПГ при этой инфекционной нагрузке к данному сроку, когда смертность в контроле составляла всего 3.1%, привели к гибели 37.5–87.5% взрослых клещей.

В вариантах с использованием утроенной дозы спор (9×10^7 в 1 мл) изолятов *B. bassiana* s. l. Col-Mag17 и *A. cf. muscarius* IP-Irk17-5 увеличение смертности клещей в более ранние сроки было выявлено только от *B. bassiana* s. l. Col-Mag17;

от воздействия второго изолята *A. cf. muscarius* IP-Irk17-5 летальность клещей от увеличенной инфекционной нагрузки спор практически не отличалась от базовой 3×10^7 в 1 мл (рис. 1).

Любопытными в этом эксперименте явились результаты оценки различий в восприимчивости к грибным инфекциям самок и самцов *I. persulcatus* (табл. 2). Если в контрольном варианте естественная смертность самок в разные сроки была лишь незначительно ниже (на 3–6%), чем у самцов, то при заражении ЭПГ смертность самцов оказалась выше, особенно через 9 суток (рис. 2), когда различия полов в восприимчивости были максимальными и достигали в некоторых вариантах более 20%, а при использовании магаданского штамма *B. bassiana* s. l. – свыше 40%. К концу эксперимента (21 сутки) различия в летальности самок и самцов стали нивелироваться.

ОБСУЖДЕНИЕ

В природе голодные взрослые особи клеща *I. persulcatus* при умеренных температурах воздуха и высокой относительной влажности, которая непосредственно в травостое отличается от влажности воздуха окружающей среды и может быть близка к 100%, способны в течение продолжительного времени выживать в ожидании встречи с теплокровными хозяевами (прокормителями). Это же наблюдалось и в опыте, где в герметизированных чашках Петри ($V \approx 75 \text{ см}^3$) с влажностью 100% и отсутствием воздухообмена гибель клещей в контрольном варианте через 17 суток составила лишь 3%, что подтверждает правильность выбранного способа содержания клещей в эксперименте по их заражению ЭПГ.

Среди проверенных психротолерантных изолятов наиболее перспективным для разработки биоакарицидного препарата представляется архангельский изолят гриба *B. bassiana* s. l. CСi-Ar(SI)14, который уже через 7 суток вызвал гибель 45% взрослых клещей, а через 11 суток – 95%, тогда как занимающий вторую позицию магаданский изолят *B. bassiana* s. l. Col-Mag17 в эти же сроки привёл к гибели 20 и 72% особей, соответственно. При этом оба они были выделены из насекомых отряда Coleoptera, т.е. из таксономически далеких хозяев, тогда как два изолята (*B. bassiana* s. l. IP-Irk17-2 и *A. cf. muscarius* IP-Irk17-5), выделенные в Иркутской обл. непосредственно из *I. persulcatus*, показали более умеренную акарицидную активность. Среди наименее вирулентных, вопреки ожиданиям, оказались изоляты *B. bassiana* s. l. CS-KR12 и DE-Ab14, которые были выделены из глубин холодных карстовых пещер (с круглогодичной температурой в пределах +6...9 °С). Вероятно, необходимым условием для успешной жизнедеятельности микроорганизмов при низких положительных температурах является усиление синтеза защитных веществ-криопротекторов, что ведет к уменьшению доступных ресурсов для продуцирования литических экзоферментов и токсинов, отвечающих за вирулентность.

Следует обратить внимание, что во многих процитированных выше и других работах в испытаниях ЭПГ против иксодид порой используются очень высокие инфекционные нагрузки ($10^8 - 10^9$ спор/мл). Согласно нашим экспериментальным данным, высокая смертность клещей может быть достигнута при умеренной, экономически оправданной, инфекционной нагрузке 3×10^7 спор/мл. В дальнейших исследованиях представляется актуальным оценить возможность ещё более значительного снижения (в 2–3 раза) расхода спорowego материала.

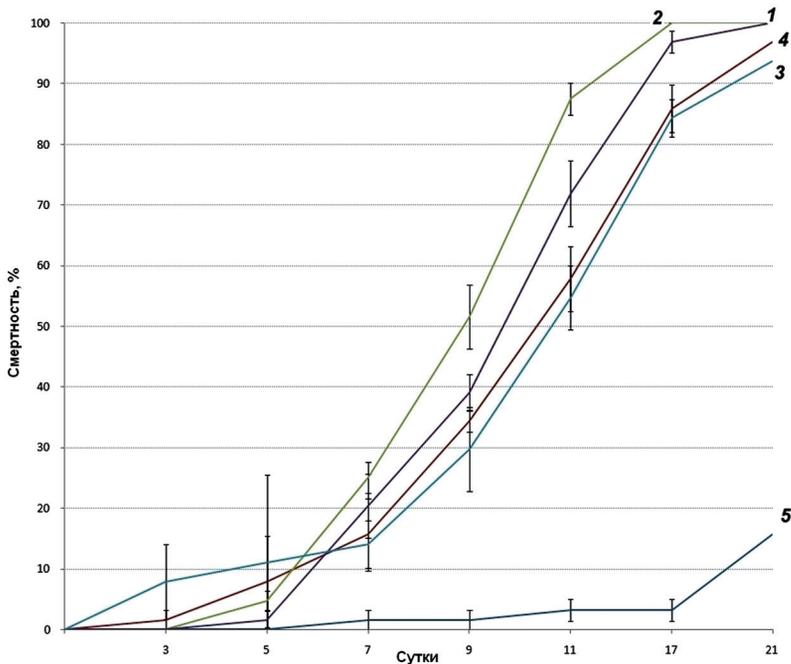


Рисунок 1. Динамика смертности *Ixodes persulcatus* в вариантах опыта с разной концентрацией спор изолятов грибов: 1, 2 – *Beauveria bassiana* s. l. Col-Mag17 (1 – 3×10^7 спор в 1 мл, 2 – 9×10^7); 3, 4 – *Akanthomyces* cf. *muscarius* IP-Irk-5 (3 – 3×10^7 , 4 – 9×10^7); 5 – контроль.

Figure 1. Dynamics of *Ixodes persulcatus* mortality in experimental variants with different concentrations of spores: 1, 2 – *Beauveria bassiana* s. l. Col-Mag17 (1 – 3×10^7 spores in 1 ml, 2 – 9×10^7); 3, 4 – *Akanthomyces* cf. *muscarius* IP-Irk-5 (3 – 3×10^7 , 4 – 9×10^7); 5 – Control.

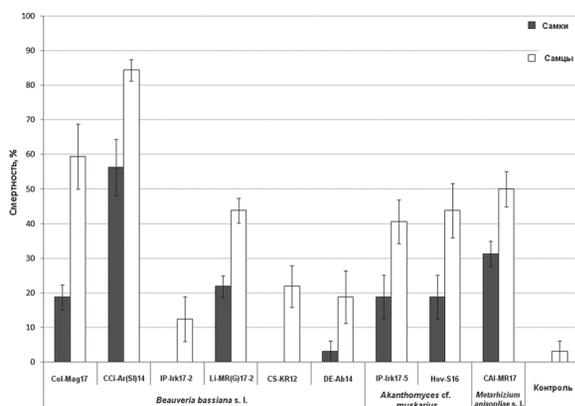


Рисунок 2. Смертность самок и самцов *Ixodes persulcatus* через 9 суток после заражения разными изолятами энтомопатогенных грибов при концентрации спор 3×10^7 в 1 мл суспензии.

Figure 2. Mortality of females and males of *Ixodes persulcatus* 9 days after infection with different isolates of entomopathogenic fungi at a spore concentration of 3×10^7 in 1 ml of suspension.

Таблица 2. Вирулентность разных изолятов энтомопатогенных грибов в отношении самок и самцов *Ixodes persulcatus* при концентрации спор 3×10^7 в 1 мл рабочей суспензии

Table 2. Virulence of different isolates of entomopathogenic fungi against females and males of *Ixodes persulcatus* at a spore concentration in working suspensions of 3×10^7 in 1 ml

Изолят	Пол	Смертность (%) за период (число суток)									
		3	5	7	9	11	17	21			
<i>Beauveria bassiana</i> s. l.											
Col-Mag17	Самки	0	0	9.4 ± 6.0	18.8 ± 3.6	59.4 ± 7.9	93.8 ± 3.6	100			
	Самцы	0	3.1 ± 3.1	31.3 ± 6.3	59.4 ± 9.4	84.4 ± 3.1	100	100			
	Среднее	0	1.6 ± 1.6	20.3 ± 5.3	39.1 ± 3.0	71.9 ± 5.4	96.9 ± 1.8	100			
СС:Ar(SI)14	Самки	3.1 ± 3.1	3.1 ± 3.1	34.4 ± 9.4	56.3 ± 8.1	90.6 ± 3.1	93.8 ± 3.6	96.9 ± 3.1			
	Самцы	0	0	56.3 ± 8.1	84.4 ± 3.1	100	100	100			
	Среднее	1.6 ± 1.6	1.6 ± 1.6	45.3 ± 6.9	70.3 ± 3.9	95.3 ± 1.6	96.9 ± 1.8	98.4 ± 1.6			
IP-Irk17-2	Самки	0	0	0	0	3.1 ± 3.1	25.0 ± 5.1	62.5 ± 5.1			
	Самцы	0	0	3.1 ± 3.1	12.5 ± 8.8	28.1 ± 7.9	59.4 ± 9.4	93.8 ± 6.3			
	Среднее	0	0	1.6 ± 1.6	6.3 ± 4.4	15.6 ± 3.1	42.2 ± 6.9	78.1 ± 4.0			
Li-MR(G)17-2	Самки	3.1 ± 3.1	6.3 ± 3.6	9.4 ± 3.1	21.9 ± 3.1	50.0 ± 7.2	78.1 ± 7.9	96.9 ± 3.1			
	Самцы	0	12.5 ± 5.1	21.9 ± 6.0	43.8 ± 3.6	59.4 ± 11.8	96.9 ± 3.1	100			
	Среднее	1.6 ± 1.6	9.4 ± 3.2	15.6 ± 4.0	32.8 ± 1.6	54.7 ± 5.3	87.5 ± 4.4	98.4 ± 1.6			
CS-KR12	Самки	0	0	0	0	0	15.6 ± 3.1	31.3 ± 8.1			
	Самцы	3.1 ± 3.1	3.1 ± 3.1	6.3 ± 3.6	21.9 ± 6.0	31.3 ± 3.6	59.4 ± 6.0	81.3 ± 3.6			
	Среднее	1.6 ± 1.6	1.6 ± 1.6	3.1 ± 1.8	10.9 ± 3.0	15.6 ± 1.8	37.5 ± 2.6	56.3 ± 5.7			

Таблица 2. Продолжение
Table 2. Continuation

Изолят	Пол	Смертность (%) за период (число суток)									
		3	5	7	9	11	17	21			
DE-Ab14	Самки	0	0	0	3.1 ± 3.1	0	3.1 ± 3.1	6.3 ± 3.6	31.3 ± 8.1	65.6 ± 6.0	
	Самцы	0	3.1 ± 3.1	9.4 ± 6.0	18.8 ± 8.1	37.5 ± 13.5	53.1 ± 10.7	68.8 ± 8.1			
	Среднее	0	1.6 ± 1.6	4.7 ± 3.0	10.9 ± 5.6	21.9 ± 8.5	42.2 ± 9.4	67.2 ± 7.0			
<i>Akanthomyces cf. muscartius</i>											
IP-ГК17-5	Самки	3.1 ± 3.1	12.5 ± 5.1	12.5 ± 5.1	18.8 ± 6.3	37.5 ± 0.0	71.9 ± 7.9	87.5 ± 8.8			
	Самцы	9.4 ± 9.4	9.4 ± 9.4	15.6 ± 7.9	40.6 ± 9.4	71.9 ± 10.7	96.9 ± 3.1	100			
	Среднее	6.3 ± 3.6	10.9 ± 5.6	14.1 ± 3.9	29.7 ± 6.9	54.7 ± 5.3	84.4 ± 3.1	93.8 ± 4.4			
Nov-S16	Самки	0	0	0	18.8 ± 6.3	31.3 ± 8.1	40.6 ± 11.8	53.1 ± 16.4			
	Самцы	0	0	6.3 ± 3.6	43.8 ± 6.3	65.6 ± 7.9	75.0 ± 5.1	93.8 ± 6.3			
	Среднее	0	0	3.1 ± 1.8	31.3 ± 5.1	48.4 ± 5.3	57.8 ± 4.7	73.4 ± 5.3			
<i>Metarhizium anisopliae</i> s. l.											
CAL-MR17	Самки	0	0	0.0 ± 0.0	31.3 ± 3.6	65.6 ± 3.1	71.9 ± 6.0	96.9 ± 3.1			
	Самцы	0	0	9.4 ± 3.1	50.0 ± 5.1	68.8 ± 8.1	81.3 ± 8.1	93.8 ± 3.6			
	Среднее	0	0	4.7 ± 1.6	40.6 ± 3.1	67.2 ± 5.3	76.6 ± 5.9	95.3 ± 3.0			
Контроль	Самки	0	0	0	0	0	0	12.5 ± 5.1			
	Самцы	0	0	3.1 ± 3.1	3.1 ± 3.1	6.3 ± 3.6	6.3 ± 3.6	18.8 ± 3.6			
	Среднее	0	0	1.6 ± 1.6	1.6 ± 1.6	3.1 ± 1.8	3.1 ± 1.8	15.6 ± 3.1			
НСР ⁰⁵ самцы или самки				14.6	16.3	18.2	17.1	15.4			

Неожиданными в данном эксперименте оказались результаты, свидетельствующие о различиях полов *I. persulcatus* в восприимчивости к ЭПГ. В дальнейшем необходимо будет определить причину более высокой уязвимости самцов в ранние сроки после заражения (не исключено, что это обусловлено особенностями строения и/или химического состава кутикулярных покровов, через которые происходит внедрение ЭПГ), но ещё более важно выяснить возможные демографические последствия. Может ли это оказывать существенное влияние на успешность копуляции и на снижение плодовитости самок?

Таким образом, по результатам проведенного эксперимента, около половины испытанных культур ЭПГ оказались высоковирулентными в отношении взрослых особей *I. persulcatus*. С прикладной точки зрения для разработки акарицидного биопрепарата наиболее перспективным продуцентом представляется изолят *B. bassiana* s. l. ССi-Ag(SI)14, выделенный из жука-долгоносика в Архангельской области. Однако в наших исследованиях оценка акарицидной активности разных изолятов ЭПГ осуществлялась в лабораторных условиях при идеальной для развития микозов постоянной относительной влажности 100%. В дальнейшем необходимы исследования в реальных полевых условиях, чтобы объективно оценить возможность практической реализации биологического контроля иксодовых клещей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Н.И. Шашиной (Научно-исследовательский институт дезинфектологии, Москва), И.В. Сендерскому и А.В. Ковалю (Всероссийский институт защиты растений, С.-Петербург – Пушкин) за передачу образцов пораженных микозами клещей и насекомых для выделения из них изолятов, которые были использованы в данной работе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось: Б.А. Борисов – из средств ООО «АгроБиоТехнология» (генеральный директор Д.О. Морозов); Л.А. Беспятова и С.В. Бугмырин – из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ИБ КарНЦ РАН (№ г.р. 122032100130-3) и проекта DIAS (Данные по инвазионным и чужеродным видам, № КА5046); Г.Р. Леднёв и М.В. Левченко – из средств на выполнение государственного задания (№ г.р. 12203900142-8).

Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беспятова Л.А., Бобровских Т.К. 1988. Энтомопатогенные грибы как возможные регуляторы численности иксодовых клещей // Сб. Материалы Республиканской медико-географической конференции «Региональные аспекты охраны здоровья населения Карельской АССР». Петрозаводск, С. 3. [Bespyatova

- L.A., Bobrovskikh T.K. 1988. Entomopathogenic fungi as possible regulators of the abundance of ixodid ticks // Materials of the Republican medical-geographical conference "Regional aspects of protecting the health of the population of the Karelian ASSR". Petrozavodsk, P. 3. (in Russian)].
- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В. 2012. Иксодовые клещи Карелии (распространение, экология, клещевые инфекции). Учебно-методическое пособие. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 100 с. [Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V. 2012. Ixodid ticks of Karelia (distribution, ecology, the main tick-borne infect). Petrozavodsk, Karelian Research Centre of RAS, 100 pp. (in Russian)].
- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В. 2021. О распространении европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* (Acarina, Ixodidae) в Республике Карелия (Россия). Зоологический журнал 100 (7): 745–755. DOI: 10.31857/S0044513421070035 [Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V. 2021. On distribution of the castor bean tick *Ixodes ricinus* (Acarina, Ixodidae) in the Republic of Karelia, Russia. Zoologicheskii zhurnal 100 (7): 745–755. (in Russian)].
- Бугмырин С.В., Поутонен Т.Б., Пахомова Т.Н., Беспятова Л.А., Чевская В.Е., Кочерова Н.А. 2023. Иксодовые клещи и переносимые ими инфекции в Карелии: анализ клещей, поступивших от населения в республиканский центр гигиены и эпидемиологии в Республике Карелия (г. Петрозаводск) // Паразитология 57 (1): 3–19. DOI: 10.31857/S0031184723010015 [Bugmyrin S.V., Poutonen T.B., Pakhomova T.N., Bespyatova L.A., Chevskaya V.E., Kocherova N.A. 2023. Ticks and tick-borne infections in Karelia: Analysis of ticks brought by citizens to be tested at the Center for hygiene and epidemiology in the Republic of Karelia (Petrozavodsk). Parazitologiya 57 (1): 3–19.]
- Шашина Н.И., Ахметшина М.Б., Германт О.М. 2021. Уничтожение иксодовых клещей в природных биотопах: поиск путей совершенствования. Национальные приоритеты России 3 (42): 301–303. EDN: CVNUWJ [Shashina N.I., Akhmetshina M.B., Germant O.M. 2021. Elimination of ixodid ticks in natural biotopes: ways of further improvement. Natsional'nyye priorityety Rossii 3 (42): 301–303.]
- Alekseev A.N. 2011. Environmentally safe control of ticks: use of *Ixodes* (Acarina, Ixodidae) tick sexual behavior peculiarities for pathogenic fungal effect reinforcement, Intern. J. Acarology 37 (Suppl. 1): 156–165. DOI: 10.1080/01647954.2010.543925
- Bugmyrin S.V., Bespyatova L.A. 2023. Seasonal Activity of Adult Ticks *Ixodes persulcatus* (Acari, Ixodidae) in the North-West of the Distribution Area. Animals 13 (24): 3834. DOI: 10.3390/ani13243834
- Bugmyrin S.V., Bespyatova L.A., Korotkov Y.S. 2019. Long-term dynamics of *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae) abundance in the north–west of its range (Karelia, Russia). Experimental and Applied Acarology 77 (2): 229–240. DOI: 10.1007/s10493-019-00342-y
- Bugmyrin S.V., Bespyatova L.A., Korotkov Y.S., Burenkova L.A., Belova O.A., Romanova L.I., Kozlovskaya L.I., Karganova G.G., Ieshko E.P. 2013. Distribution of *Ixodes ricinus* and *I. persulcatus* ticks in southern Karelia (Russia). Ticks and Tick-borne Diseases 4 (1-2): 57–62. DOI: 10.1016/j.ttbdis.2012.07.004
- Chandler D., Davidson G., Pell J.K., Ball B.V., Shaw K., Sunderland K.D. 2000. Fungal biocontrol of acari. Biocontrol. Sci. Technol. 10: 357–384.
- Fernandes E.K., da Costa G.L., de Souza E.J., de Moraes A.M., Bittencourt V.R. 2003. *Beauveria bassiana* isolated from engorged females and tested against eggs and larvae of *Boophilus microplus* (Acari: Ixodidae). J. Basic Microbiol. 43(5): 393–398. DOI: 10.1002/jobm.200310263
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. Paleontological Electronica 4 (1): 1–9. https://www3.epa.gov/pesticides/chem_search/ppls/070127-00010-20150310.pdf (05 июля 2023)
- Kaaya G.P., Hassan S. 2000. Entomogenous fungi as promising biopesticides for tick control. Experimental and Applied Acarology 24: 913–926.
- Kalsbeek V., Frandsen F., Steenberg T. 1995. Entomopathogenic fungi associated with *Ixodes ricinus* ticks. Experimental and Applied Acarology 19: 45–51.
- Klingen I., van Duijvendijk G. 2016. Biological control of the tick *Ixodes ricinus* by pathogens and invertebrates. In: M.A.H. Braks, S.E. van Wieren, W. Takken, and H. Sprong (Eds.). Ecology and prevention of Lyme borreliosis (pp. 279–293). (Ecology and prevention of Lyme borreliosis; V. 4). Wageningen Academic Publishers. DOI: 10.3920/978-90-8686-838-4_20
- Ment D., Gindin G., Soroker V., Glazer I., Rot A., Samish M. 2010. *Metarhizium anisopliae* conidial responses to lipids from tick cuticle and tick mammalian host surface. J. Invertebr. Pathol. 103: 132–139. DOI: 10.1016/j.jip.2009.12.010
- Munteanu N.V., Mitkovets P.V., Mitina G.V., Movila A., Tokarev Y.S., Leclerque A. 2014. Prevalence of *Beauveria pseudobassiana* among entomopathogenic fungi isolated from the hard tick, *Ixodes ricinus*. Ticks and Tick-Borne Diseases 5(6): 641–648. DOI: 10.1016/j.ttbdis.2014.04.015

- Ub G.R., Nalradkar B.W. 2018. Role of entomopathogenic fungi in tick control: A Review. *J. Entomol. and Zool. Studies* 6 (1): 1265–1269.
- Samish M., Rehacek J. 1999. Pathogens and predators of ticks and their potential in biological control. *Ann. Rev. Entomol.* 44: 159–182. DOI: 10.1146/annurev.ento.44.1.159
- Samish M., Gunsberg H., Glazer I. 2008. Anti-tick biological control agents: assessment and future perspectives. In: A.S. Bowman and P. Nuttall (Eds). *Ticks biology, diseases and control*. Cambridge University Press, New York, USA, 447–469.
- Samsinakova A., Kalakova S., Daniel M., Dusbabek F., Honzakova E., Cerny V. 1974. Entomogenous fungi associates with the tick *Ixodes ricinus* (L.). *Folia Parasitologica* 21: 39–48.
- Strasser H., Vanas V., Hutwimmer S., Zelger R. 2007. Biologische Kontrolle von Zecken (*Ixodes ricinus* L.) durch den insektentotenden Pilz *Metarhizium anisopliae* (Metch) Petch. Eigenverlag Universität Innsbruck, Innsbruck, Austria.

EVALUATION OF VIRULENCE OF ISOLATES OF CERTAIN SPECIES
OF ENTOMOPATHOGENIC ANAMORPHIC ASCOMYCETES
(FUNGI: ASCOMYCOTA) IN RELATION TO ADULT INDIVIDUALS
OF THE TICK *IXODES PERSULCATUS*

B. A. Borisov, L. A. Bespyatova, G. R. Lednev, M. V. Levchenko, S. V. Bugmyrin

Keywords: Taiga tick, Ixodidae, biological control, causal agents of invertebrate mycoses, *Beauveria*, *Akanthomyces*, *Metarhizium*

SUMMARY

In nature, entomopathogenic fungi (EPF) play an important role in the control of population density in many arthropods. The lethal effects of EPF on ixodid ticks (Ixodidae) have been, however, reported mainly in southern warm-loving species, which are mostly not found in Europe. The aim of this study was to evaluate in laboratory the virulence of nine selected psychrotolerant EPF isolates of *Beauveria bassiana* s. l. (6), *Akanthomyces* cf. *muscarius* (2) and *Metarhizium anisopliae* s. l. (1) at a moderate average daily temperature of +14°C in relation to overwintering adult taiga ticks (*Ixodes persulcatus*), collected at the end of May in the Kondopoga region of the Republic of Karelia. Under this temperature, the use of suspensions for infection with a concentration of infectious spores (conidia) of 3×10^7 per 1 ml, all isolates showed a lethal effect on ticks. Among these isolates, the most virulent and rapidly acting one was *B. bassiana* s. l. CCI-Ar (SI)14 from the Arkhangelsk Province, Bolshoy Solovetsky Island (N 65°, E 35°), that killed 70% of specimens after 9 days, and 95% after 11 days. At the same time, it was found that male ticks have a slightly higher death rate from fungal infections. However, the potential suitability of some EPF isolates for biological control of *I. persulcatus* populations at low temperatures, shown in this study, requires confirmation in further tests in real conditions of recreational areas actively visited by humans, where infection with dangerous pathogens (tick-borne encephalitis, Lyme borreliosis) transmitted by tick bites often occurs.

УДК 576.895.421

**ФАУНА И ОБИЛИЕ ИКСОДИД (PARASITIFORMES, IXODIDAE)
НА ОСТРОВЕ АСКОЛЬД (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ):
УНИКАЛЬНОСТЬ, ИНФИЦИРОВАННОСТЬ ПАТОГЕНАМИ**

© 2024 г. А. Я. Никитин^{а,*}, Т. В. Зверева^б,
Ю. А. Вержуцкая^а, Н. А. Кайсарова^б, Н. С. Солодкая^б,
Н. В. Сафонова^б, Н. С. Гордейко^б, Е. И. Андаев^а,
В. Ю. Колесникова^а, С. В. Балахонов^а

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

^бПриморская противочумная станция Роспотребнадзора,
Уссурийск, 692512 Россия

*e-mail: nikitin_irk@mail.ru

Поступила в редакцию 04.09.2023 г.

После доработки 06.10.2023 г.

Принята к публикации 12.10.2023 г.

Сбор иксодовых клещей на флаг с растительности на о. Аскольд (Приморский край) 17.05.2023 г. позволил выявить три вида: *Haemaphysalis longicornis* Neumann, 1901 (809 особей), *Haemaphysalis japonica douglasi* Nuttall et Warburton, 1915 (223), *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (4). Всего собрано 1036 особей. Обследована территория западной части острова: широколиственный кленовый лес (собрано 925 клещей) и крупнозлаковый луг (111). Идентификация видов клещей проведена по морфологическим признакам. Для фауны иксодовых клещей о. Аскольд характерны: 1) доминирование *H. longicornis*, отсутствующего на соседних островах; 2) высокая доля нимф в мае у представителей рода *Haemaphysalis* (*H. longicornis* 96.0%, *H. japonica* 25.1%), пик обилия которых обычен в июле–августе; 3) высокое обилие клещей (более 90.0 особей на флаго-час; 4) отсутствие самцов *H. longicornis* (собрано 32 самки). Согласно данным, полученным методом ПЦР, у 160 нимф (пулами по 20 особей) *H. longicornis* не выявлены маркеры нуклеиновых кислот вируса клещевого энцефалита, боррелий, анаплазм, эрлихий и лихорадки Западного Нила. Поскольку представители рода *Haemaphysalis* известны в качестве переносчиков многих других патогенов, высокое обилие иксодовых клещей и неполнота данных об их инфицированности на о. Аскольд не позволяют отнести эту территорию к эпидемиологически малоопасной.

Ключевые слова: иксодовые клещи, остров Аскольд, обилие, инфицированность возбудителями

DOI: 10.31857/S0031184724020042, **EDN:** YMIUFR

Острова залива Петра Великого Японского моря (Приморский край) с каждым годом играют все большую роль в жизни людей. Это места рекреации, проведения массовых мероприятий, в том числе международных, зоны активного туризма,

размещения баз по добыче и выращиванию морепродуктов. В частности, по информации из Интернета, несмотря на отсутствие официального транспортного сообщения и причальных сооружений, в южной части о. Аскольд с 2021 г. действует небольшой палаточный лагерь летнего детского отдыха (Электронный ресурс. URL: dv.kp.ru/daily/27538/4805148/ дата обращения 15.08.2023). Активизация рекреационной деятельности на территориях островов должна предусматривать оценку эпидемиологического риска пребывания на них людей, в том числе по инфекциям, передаваемым иксодовыми клещами. Работы, опубликованные по этому вопросу в XX веке (Худяков, 1968; Сагдиева, 1984; Колонин, 1986; Леонова, 1997), содержат важные, но устаревшие данные с точки зрения оценки эпидемиологической обстановки, тем более что за последние 20 лет выявлены новые патогены и принципиально изменились методы их детекции. При этом на островах Японского моря нередко выявляются активные природные очаги инфекций, передаваемых клещами (Бурухина и др., 2012; Никитин и др., 2018, 2022; Гордейко, 2019; Шутикова и др., 2019; Zamoto-Niikura et al., 2020, 2023).

Цель работы – описать современную фауну гемипопуляций иксодовых клещей с пастбищным типом паразитизма, их обилие и инфицированность опасными для человека патогенами на о. Аскольд.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Северо-восточная группа островов залива Петра Великого включает два больших участка суши: о. Путятина (площадь 27.9 км²) и о. Аскольд (14.1 км²), который расположен юго-западнее о. Путятина и удален от материка на 7.2 км (рис. 1А). Расстояние между двумя островами 6.4 км. На о. Аскольд нет постоянно проживающего населения, он до настоящего времени относительно редко посещается людьми и в меньшей степени, чем соседние острова, подвержен воздействию человеческого фактора (Худяков, 1968; Шереметьев, 2001).

Сбор имаго иксодовых клещей проведен в западной части о. Аскольд (координаты точки 42.7626°, 132.3141°) на флаг с растительности 17.05.2023 г. Учеты выполнены по двум маршрутам. Первый проходил от моря вверх по крутому склону с травяной растительностью и через кленовый лес на верху сопки (рис. 1Б). Второй – через крупнозлаковый луг между двумя сопками, заросшими широколиственным лесом (табл. 1).

Остров Аскольд имеет гористый рельеф и представляет собой подковообразно изогнутый высокий хребет с крутыми каменистыми склонами, которые покрыты широколиственными лесами (рис. 1А). На острове есть несколько пресных родников (Шереметьев, 2001).

С западной стороны о. Аскольд (рис. 1А), где проведен сбор клещей (табл. 1), растительность представлена в основном кленом мелколистным (*Acer mono*) с примесью липы Таке (*Tilia taquetii*), граба сердцелистного (*Carpinus cordata*), ясеня маньчжурского (*Fraxinus mandshurica*), отдельных скоплений аралии высокой (*Aralia elata*). Кустарниково-полукустарниковый ярус образован плотными зарослями из рододендрона остроконечного (*Rhododendron mucronulatum*), более редкого барбариса амурского (*Berberis amurensis*), различных папоротников и разнотравья. В седловине между двумя сопками находится луг, покрытый осоками, мискантусом и другими травами. В верхней части сопки, где сбор клещей не проводили, отмечено несколько деревьев дуба монгольского (*Quercus mongolica*), типичного для других районов Приморья.

Результаты наших даже кратковременных наблюдений на о. Аскольд свидетельствуют о том, что здесь сохранилось многочисленное поголовье пятнистого оленя (*Cervus nippon* Temminck, 1838). Этот вид в настоящее время отсутствует на других островах Приморья (Шереметьев, 2001; Зверева и др., 2022; Никитин и др., 2018, 2022), а на материке сосредоточен в немногочисленных оленеводческих хозяйствах, хотя единичные особи встречаются в лесах повсеместно. На о. Аскольд нами визуально отмечено до 15 особей этого вида, скопления помета на склонах

сопок и труп одного животного. Из других представителей териофауны – потенциальных прокормителей иксодовых клещей – зарегистрированы (Шереметьев, 2001): малая белозубка (*Crocidura suaveolens* Pallas, 1811), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771), серая крыса (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769), мышь-малютка (*Miomys minutus* Pallas, 1771). Предположительно обитает дальневосточная полевка (*Microtus fortis* Buchner, 1889). На скальных частях о. Аскольд разместились многовидовые птичьи базары. Ранее на острове отмечали (Худяков, 1968) очень низкое обилие грызунов (по суммарным учетам за четыре года наблюдений, проведенным во все сезоны, – 0.2 особи на 100 ловушко-суток) и отсутствие диких крупных млекопитающих, кроме пятнистого оленя, который встречается на острове в изобилии (Шереметьев, 2001).

На всех материковых (по происхождению) островах залива Петра Великого погодные условия сходны, что позволяет дать их описание для о. Аскольд по данным метеостанции с о. Большой Пелис (Шереметьев, 2001). Остров Аскольд находится в муссонной области умеренного пояса, с сухой зимой и влажным летом. Среднегодовая температура воздуха составляет 6°C, количество осадков – около 800 мм. Зима продолжительная, со сравнительно низкими температурами и высокой сухостью воздуха. Снеговой покров не устойчив (южные склоны сопок освобождаются от снега к последней декаде февраля, а северные и затененные места – к середине марта). На о. Аскольд местами снег полностью выдувается (Худяков, 1968). Весной воздух становится более холодным и влажным, повышается количество осадков, туманных дней. Средняя температура апреля +3.8°C, июня +12°C. Лето позднее, теплое, влажное с большим количеством туманных дней. На лето приходится 85% годового количества осадков. Максимальная среднемесячная температура воздуха (20–21°C) регистрируется в августе. Осень относительно теплая, сухая с преобладанием ясных дней, обычно наступает в первой половине сентября (октябрь +9.8°C, ноябрь -0.6°C).

Суммарно на о. Аскольд отработано восемь флаго-часов и собрано 1036 особей иксодовых клещей трех видов (табл. 1). Видовую принадлежность иксодид определяли по внешним морфологическим признакам (Померанцев, 1950; Филиппова, 1977, 1997) с использованием стереомикроскопов в отраженном свете (увеличение ×80, МС–2 «Биомед» и ×84, МБС–10, ЛОМО, Россия).

Выявление в клещах нуклеиновых кислот вируса клещевого энцефалита, боррелий, анаплазм и эрлихий проведено путем исследования пулов (по 20 особей) 160 голодных нимф иксодовых клещей методом ПЦР с применением тест-системы «АмплиСенс® TBEV, *Borrelia burgdorferi* sl, *Anaplasma phagocytophilum*, *Ehlichia chaffeensis*/E. muris-FL» (производитель – «АмплиСенс», Россия). Кроме того, проведено исследование этих же пулов клещей на наличие маркеров РНК лихорадки Западного Нила.

Все статистические расчеты, в том числе нахождение индексов обилия, доминирования, определение значений ошибок долей, проведены в соответствии с общепринятыми подходами в компьютерной программе Excel (Зак, 1976; Сообщества..., 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На о. Аскольд в 2023 г. собраны иксодовые клещи трёх видов (в порядке убывания обилия): *Haemaphysalis longicornis* Neumann, 1901 (809 особей), *H. japonica douglasi* Nuttall et Warburton, 1915 (223), *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (4). Всего 1036 особей (табл. 1). Согласно данным литературы, все найденные виды являются переносчиками опасных для человека патогенов (Опыт создания ..., 1974; Филиппова, 1997; Yamauchi et al., 2010; Guglielmone et al., 2014; Белов и др., 2019; Андаев и др., 2021).

Из массовых на других островах Приморья видов иксодовых клещей в сборах на о. Аскольд отсутствовали: *H. concinna* Koch, 1844, хотя ранее доля этого вида здесь составляла около 7% (Худяков, 1968; Колонин, 1986) и выше (Сагдиева, 1984); *Dermacentor silvarum* Olenov, 1932 – регистрировался не всеми авторами (Худяков,

1968; Сагдиева, 1984; Колонин, 1986), а также *I. pavlovskiy pavlovskiy* Pomerantzev, 1946.

Несмотря на то, что сбор клещей проведен нами в середине мая, на о. Аскольд наблюдали изобилие нимф *H. longicornis* (96.0% в сборе от числа особей данного вида) и *H. japonica* (25.8%). При сборе клещей ткань флага, как правило, была усеяна нимфами (по одному из проведенных подсчетов более 160 экз.), что вынуждало делать длительные остановки для их удаления с флага и исключало возможность проведения стандартного учета обилия иксодид. Для приблизительной оценки индекса обилия осуществлен специальный сбор половозрелых особей, во время которого нимф с флага не удаляли. При этом индекс обилия клещей по первому маршруту составил 90.0, а по второму – 83.3 особи на флаг-час. Причина высокого обилия нимф у представителей рода *Haemaphysalis* уже в середине мая остается не ясной. Ранее на о. Аскольд пик обилия личинок и нимф *H. longicornis* наблюдали к концу июля – в августе; у *H. japonica* – в целом аналогично, но более растянуто по срокам (Худяков, 1968). Вместе с тем, на материке случаи ранней массовой встречаемости нимф известны. Например, нами зарегистрировано 49 нимф (98%) из 50 особей *H. longicornis*, собранных с растительности в окрестностях пос. Витязь Хасанского района Приморского края 11 мая 2014 г. Филиппова (1997) отмечает, что нимфы *H. longicornis* на ограниченных участках Приморья массово встречаются уже в первой половине лета, а для нимф *H. japonica* характерно два пика обилия, первый из которых приходится на апрель–май. Не исключено, что высокая концентрация и мозаичное расположение в пространстве скоплений нимф на маршруте № 1 связаны с наличием здесь лёжек пятнистого оленя.

Между сборами на двух маршрутах наблюдаются существенные различия в составе населения иксодид (табл. 1). Если на первом маршруте доминировал *H. longicornis* ($82.5 \pm 1.25\%$ от общего числа особей на маршруте), а доля *H. japonica* составляла $17.2 \pm 1.24\%$, то на втором маршруте доля *H. longicornis* снизилась до $41.4 \pm 4.68\%$, а *H. japonica* возросла до $57.7 \pm 4.69\%$. При этом доля нимф у *H. japonica* на первом маршруте составила 25.1%, на втором – увеличилась до 40.6%, а у *H. longicornis* – снизилась с 96.0% на первом маршруте и до 82.6% – на втором. Только на втором маршруте при сборе с растительности на флаг найдено три личинки *H. japonica*, что составило 4.7% особей вида на этом участке. На первом маршруте среди 925 собранных на флаг клещей личинок не зарегистрировано.

При описании комплекса видов иксодид о. Аскольд следует отметить, что ранее в нем доминировал *H. japonica*, а *H. longicornis* регистрировали в качестве субдоминанта (Худяков, 1968; Сагдиева, 1984; Колонин, 1986). В нашем исследовании ранги видов поменялись (табл. 1). Учитывая, что на о. Аскольд наблюдали низкое обилие мелких млекопитающих (Худяков, 1968), высокая численность *H. longicornis* и *H. japonica* объясняется способностью этих видов на всех активных фазах развития прокармливаться на оленях (Трофименко, 1966; Худяков, 1968; Колонин, 1986; Белов и др., 2019).

Недостаточное количество мелких млекопитающих как прокормителей преимагинальных фаз развития многих видов клещей, вероятно, объясняет низкую встречаемость на о. Аскольд фоновых для островов Приморья представителей рода *Ixodes* (табл. 1). Но если *I. persulcatus* регистрировали в сборах с растительности на о. Аскольд, то *I. pavlovskiy* на нем никогда не обнаруживали (Худяков, 1968; Сагдиева, 1984; Колонин, 1986).

А



Б

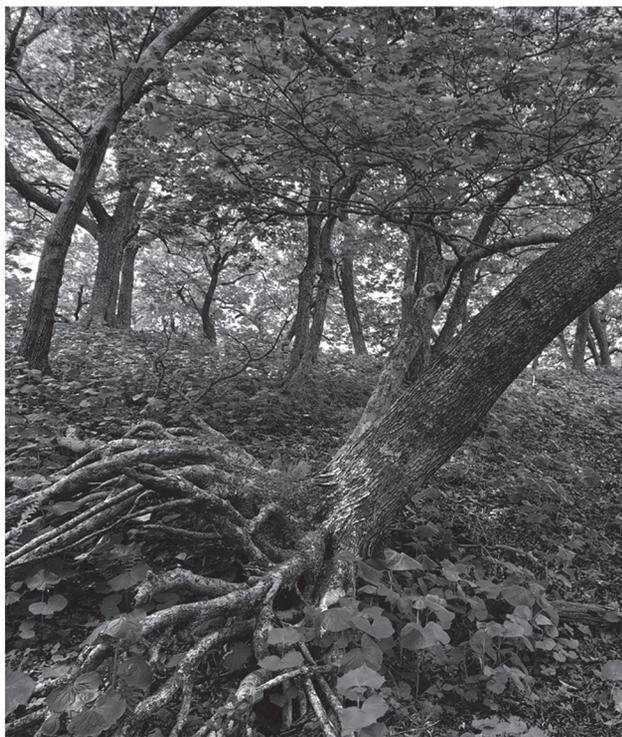


Рисунок 1. Карта-схема расположения о. Аскольд в заливе Петра Великого и точка сбора иксодовых клещей (*А*); кленовый лес на западном склоне о. Аскольд (*Б*).

Figure 1. Map-diagram of Askold Island location in Peter the Great Bay and the collection site of hard ticks (*A*); maple forest on the western slope of Askold Island (*B*).

Таблица 1. Описание сбора иксодовых клещей, проведенного на западной стороне о. Аскольд (17.05.2023 г.)

Table 1. Description of hard tick collection conducted in the western side of Askold Island (May 17, 2023)

Учетный маршрут	Описание участка	Виды иксодовых клещей	Собрано клещей (доля нимф, %)	Доля вида в сборе (\pm ошибка доли, %)
1	2	3	4	5
№ 1	Крутой склон сопки к морю, задернованный травой с кустарником по распадку. На верху сопки широколиственный кленовый лес с примесью граба, липы, травянистым подлеском и редким грабовым подростом	<i>Haemaphysalis longicornis</i>	763 (96.0)	82.5 \pm 1.25
		<i>Haemaphysalis japonica</i>	159 (25.1)	17.2 \pm 1.24
		<i>Ixodes persulcatus</i>	3 (33.3)	0.3 \pm 0.19
		3 вида	925 (80.5)	100
Суммарно по маршруту № 1				
№ 2	Крупнозлаковый луг в седловине между сопки, переходящий в крутой сухой осочково-разнотравный склон с примыкающими (по курумнику) зарослями рододендрона	<i>H. longicornis</i>	46 (82.6)	41.4 \pm 4.68
		<i>H. japonica</i>	64 (40.6)	57.7 \pm 4.69
		<i>I. persulcatus</i>	1 (0.0)	0.9 \pm 0.90
		3 вида	111	100
Суммарно по маршруту № 2				
Суммарно по двум маршрутам	Западная часть о. Аскольд	<i>H. longicornis</i>	809 (96.0)	78.1 \pm 1.29
		<i>H. japonica</i>	223 (25.1)	21.5 \pm 1.28
		<i>I. persulcatus</i>	4 (25.0)	0.4 \pm 0.19
		3 вида	1036	100

D. silvarum – вид, доминирующий в безлесных ландшафтах материка Южного Приморья (Трофименко, 1966; Сагдиева, 1984), а также на о. Рейнеке и о. Путятина (залив Петра Великого), где местное население содержит большое число сельскохозяйственных и домашних животных (Шереметьев, 2001; Никитин и др., 2018; Зверева и др., 2022). На о. Аскольд практически отсутствуют подходящие для обитания вида биотопы и прокормители. Тем не менее, некоторые авторы его на острове выявляли (Худяков, 1968; Сагдиева, 1984). В районе нашего исследования *D. silvarum* на о. Аскольд в 2023 г. не обнаружен (табл. 1).

H. concinna – способен прокармливаться на пятнистом олене, и ранее в сборах иксодовых клещей на о. Аскольд его постоянно регистрировали (Худяков, 1968; Сагдиева, 1984; Колонин, 1986). Известно, что *H. concinna* предпочитает обитать на сырых лугах, по сравнению с *H. japonica*, редок в лесах, заселяет менее затененные

и более влажные станции, связанные с понижениями рельефа (Сагдиева, 1984). Вероятно, наши маршруты не проходили по местам, благоприятным для обитания *H. concinna* (табл. 1).

В сборе клещей с растительности на о. Аскольд выявлено шесть самок, предварительно по морфологическим признакам отнесенных к *Haemaphysalis flava* Neumann, 1897. По некоторым дифференциальным таксономическим признакам найденные самки схожи с *H. japonica*. Молекулярно-генетическими методами установлено, что эти особи являются *H. japonica* (личное сообщение В.А. Рап).

Анализ комплекса видов иксодовых клещей и характера его изменения во времени на о. Аскольд подтверждает вывод о высокой степени изменчивости фауны на островах Южного Приморья, а также преобладание на них би- и полидоминантных типов сообществ (Колонин, 1986; Гордейко, 2019).

Интересный факт – все 32 взрослые особи *H. longicornis* являются самками (табл. 1). Смещение полов у этого вида в сторону преобладания женских особей отмечал ряд авторов (Худяков 1968; Сагдиева, 1984), хотя другие исследователи этого не наблюдали (Трофименко, 1966; Колонин, 1986; Белов и др., 2019). Факту избытка самок может быть два объяснения: самцы не выявлены нами, так как реже покидают прокормителя – пятнистого оленя, а мы не проводили сборы паразитов с хозяев; на острове существует партеногенетически размножающаяся популяция этого вида (Худяков, 1968; Guglielmone et al., 2014). В этой связи отметим, что одни исследователи при изучении *H. longicornis*, снятых с животных, либо ничего не пишут о смещении полового индекса (Белов и др., 2019), либо (в том числе на о. Аскольд) фиксируют преобладание самок (Сагдиева, 1984) или самцов при изучении шкур убитых оленей (Трофименко, 1966). У филогенетически близкого вида *H. japonica* среди 161 взрослой особи, собранной с растительности, доля самок составила $47.9 \pm 3.87\%$, самцов – $52.1 \pm 3.87\%$, то есть превалирование особей женского пола отсутствует.

Как отмечено во введении, рекреационная направленность развития островных территорий требует оценки эпидемиологических рисков, которые могут возникнуть при посещении этих территорий. Так, в 2017 г. зарегистрирован случай заболевания клещевым энцефалитом у человека после посещения о. Аскольд. Из литературы известна естественная инфицированность *H. longicornis* и *H. japonica* вирусом клещевого энцефалита (Опыт создания..., 1974; Сагдиева, 1984; Леонова, 2020). Взрослые клещи этих видов способны нападать на человека (Опыт создания..., 1974; Филиппова, 1997; Зверева и др., 2015). В этой связи для выявления в особях доминирующего вида *H. longicornis* возбудителей клещевого энцефалита, иксодовых боррелиозов, гранулоцитарного анаплазмоза, моноцитарного эрлихиоза и лихорадки Западного Нила 160 экз. нимф исследовано методом ПЦР пулами по 20 особей. Так как все изученные пулы дали отрицательный результат, то можно утверждать, что в 160 особях отсутствуют маркеры возбудителей перечисленных трансмиссивных инфекций. Следовательно, с учетом верхней границы 95% доверительного интервала биномиального распределения доля *H. longicornis*, потенциально зараженных этими патогенами, в популяции вида на о. Аскольд не превышает 2%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На о. Аскольд, как и на других обследованных островах Приморья, отсутствует абсолютное доминирование одного из видов иксодид (Колонин, 1986; Никитин и др., 2017, 2018, 2022; Гордейко, 2019; Зверева и др., 2022; Zamoto-Niikura et al., 2020,

2023). Одной из особенностей фауны иксодовых клещей этого острова (во всяком случае в 2023 г.) является массовая встречаемость нимф рода *Haemaphysalis* уже с середины мая. В настоящее время субдоминантами на нем являются *H. longicornis* и *H. japonica*. Вид *H. longicornis* в Приморье ранее встречался преимущественно на территориях оленеводческих хозяйств и в местах обитания пятнистого оленя (Худяков, 1968; Опыт создания..., 1974; Сагдиева, 1984; Колонин, 1986; Филиппова, 1997). На о. Аскольд сохранилось поголовье диких особей пятнистого оленя, что объясняет высокое обилие и доминирование на нем *H. longicornis* и *H. japonica*, способных на всех активных фазах жизненного цикла прокармливаться на этом виде животных. При этом данные зарубежных авторов, а также материалы отечественных исследователей свидетельствуют, что *H. longicornis* способен паразитировать на значительно более широком круге хозяев, включая домашний скот, лис, кроликов, зайцев, бурундуков, барсуков, медведей, кабанов и т.д. (Опыт создания..., 1974; Филиппова, 1997; Guglielmone et al., 2014; Белов и др., 2019; Zhao et al., 2021). В этой связи нельзя исключать вероятность расширения ареала у этого опасного вида на территории России, как это произошло в других странах мира.

В структуре гемипопуляций иксодовых клещей, собранных на флаг с растительности, по сравнению с ранее проведенными работами на о. Аскольд (Худяков, 1968; Сагдиева, 1984; Колонин, 1986), произошли увеличение встречаемости *H. longicornis* и уменьшение *H. japonica*. Не зарегистрированы представленные на других островах залива Петра Великого: *H. concinna*, *D. silvarum*, *I. pavlovskyi*.

Известно, что на островах Приморья существуют совмещенные природные очаги трансмиссивных инфекций, ассоциированных с иксодовыми клещами (Леонова, 1997, 2020; Бурухина и др., 2012; Обеспечение..., 2013; Никитин и др., 2018, 2022; Шутикова и др., 2019; Зверева и др., 2022). Очень высокое обилие клещей с пастбищным характером паразитирования на о. Аскольд, даже с учетом того, что исследование нимф доминирующего *H. longicornis* на маркеры пяти инфекций дало отрицательный результат, не позволяет отнести эту территорию к эпидемиологически малоопасной. Так как для переносчиков рода *Haemaphysalis* более актуален несколько иной спектр возбудителей по сравнению с изученным нами (Леонова, 1997; Guglielmone et al., 2014; Никитин и др., 2018; Белов и др., 2019; Андаев и др., 2021; Zhao et al., 2021 и др.), предполагается продолжить углубленное исследование собранного материала молекулярно-генетическими методами.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Иркутского научно-исследовательского противочумного института Роспотребнадзора и Приморской противочумной станции Роспотребнадзора. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андаев Е.И., Адельшин Р.В., Балахонов С.В. 2021. Тяжелая лихорадка с тромбоцитопеническим синдромом: современная эпидемиологическая ситуация. *Эпидемиология и Вакцинопрофилактика* 20(4): 114–122. [Andaev E.I., Adelshin R.V., Balakhonov S.V. 2021. Severe fever with thrombocytopenic syndrome: current epidemiological situation. *Epidemiology and Vaccinal Prevention* 20(4): 114–122. <https://doi.org/10.31631/2073-3046-2021-20-4-114-122> (In Russian)].
- Белов Ю.А., Москвина Т.В., Щелканов Е.М., Бурухина Е.Г., Волков Ю.Г., Попов И.А., Какарека Н.Н., Галкина И.В., Панкратов Д.В., Суровый А.Л., Щелканов М.Ю. 2019. К вопросу о северной границе ареала и хозяевах клеща *Haemaphysalis longicornis* (Acari: Ixodidae) в Приморском крае. В кн.: Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова 30: 177–182. [Belov Yu.A., Moskvina T.V., Shchelkanov E.M., Burukhina E.G., Volkov Yu.G., Popov I.A., Kakareka N.N., Galkina I.V., Pankratov D.V., Surovyi A.L., Shchelkanov M.Yu. 2019. About the northern boundary of distribution and the host species of the ticks *Haemaphysalis longicornis* (Acari: Ixodidae) in Primorsky Territory. In: A.I. Kurentsov's Annual Memorial Meetings 30: 177–182. (In Russian)]. <https://doi.org/10.25221/kurentzov.30.16> <http://zoobank.org/References/6E48FF36-C541-4034-A8D6-049179C7C0CF>
- Бурухина Е.Г., Жебровская Е.В., Петрова Н.К., Просяникова М.Н., Захарова Г.А., Симонов С.Б. 2012. Иксодовые клещи и их эпизоотологическое значение на острове Русский. *Здоровье, Медицинская экология. Наука* 49–50 (3–4): 187–190. [Burukhina E.G., Zhebrovskaya E.V., Petrova N.K., Prosyannikova M.N., Zakharova G.A., Simonov S.B. 2012. Ixodid ticks and their epizootological significance on Ruskyy Island. *Zdorov'ie. Meeditsinskaya Ekologia. Nauka* 49–50 (3–4): 187–190. (In Russian)].
- Гордейко Н.С. 2019. Клещи семейства Ixodidae Приморья: типы населения, паразито-хозяйные связи, инфицированность патогенами (на примере материковых и островных сообществ). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 22 с. [Gordeyko N.S. 2019. Ticks of the family Ixodidae of Primorye: population types, parasite-host relationships, infection with pathogens (on the example of mainland and island communities). *Abst. dis. ... cand. biol. sciences. Irkutsk*, 22 pp. (In Russian)].
- Закс Л. 1976. Статистическое оценивание. М., Статистика, 598 с. [Zaks L. 1976. *Statisticheskoe ocenivanie. Moscow, Statistika*, 598 pp. (in Russian)].
- Зверева Т.В., Алленов А.В., Никитин А.Я. 2015. Видовые особенности контактов иксодовых клещей с человеком на юге Приморского края. Проблемы особо опасных инфекций 4: 14–17 [Zvereva T.V., Allenov A.V., Nikitin A.Ya. 2015. Species determined peculiarities of the tick-man contacts in the south of the Primorsky Territory. *Problems of Particularly Dangerous Infections* 4: 14–17. (In Russian)].
- Зверева Т.В., Никитин А.Я., Солодкая Н.С., Вержущая Ю.А., Гордейко Н.С., Балахонов С.В. 2022. Эколого-фаунистический комплекс видов иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae) на острове Путятина (Приморский край). *Паразитология* 56 (4): 317–328. [Zvereva T.V., Nikitin A.Ya., Solodkaya N.S., Verzhutskaya Yu.A., Gordeyko N.S., Balakhonov S.V. 2022. Ecological-faunistic complex of ixodid ticks species (Parasitiformes, Ixodidae) on Putyatin Island (Primorsky Krai). *Parazitologiya* 56 (4): 317–328. (In Russian)]. <https://doi.org/10.31857/S0031184722040044>
- Колонин Г.В. 1986. Материалы по фауне иксодовых клещей юга Приморского края. *Паразитология* 20 (1): 15–18. [Kolonin G.V. 1986. Findings on the ixodid ticks fauna in the south of Primorsky Krai. *Parazitologiya* 20 (1): 15–18. (In Russian)].
- Леонова Г.Н. 1997. Клещевой энцефалит в Приморском крае: вирусологические и эколого-эпидемиологические аспекты. Владивосток, Дальнаука, 190 с. [Leonova G.N. 1997. Tick-borne encephalitis in Primorsky Krai: virological and environmental, epidemiological aspects. Vladivostok, Dalnauka, 190 pp. (In Russian)].
- Леонова Г.Н. 2020. Клещевой энцефалит в Дальневосточном очаговом регионе евразийского континента. *Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии* 97 (2): 150–158. [Leonova G.N. 2020. Tick-borne encephalitis in the Far East Focal Region of the Eurasian Continent. *Journal of microbiology, epidemiology and immunobiology* 97 (2): 150–158. (In Russian)]. <https://doi.org/10.36233/0372-9311-2020-97-2-150-158>
- Никитин А.Я., Ананьев В.Ю., Андаев Е.И., Алленов А.В., Сидорова Е.А., Хомичук Т.Ф., Бурухина Е.Г., Просяникова М.Н., Петрова Н.К., Гордейко Н.С., Морозов И.М., Балахонов С.В. 2017. Основные факторы, обуславливающие высокую заболеваемость населения иксодовыми клещевыми боррелиозами на острове Русском. *Медицинская паразитология и паразитарные болезни* 4: 38–41. [Nikitin A.Ya., Ananyev V.Yu., Andaev E.I., Allenov A.V., Sidorova E.A., Khomichuk T.F., Burukhina E.G., Prosyannikova M.N., Petrova N.K., Gordeyko N.S., Morozov I.M., Balakhonov S.V. 2017. The main factors causing the high incidence of Ixodes tick-borne borreliosis in the population on the Ruskyy Island. *Medical Parasitology and Parasitic Diseases* 4: 38–41. (In Russian)].

- Никитин А.Я., Морозов И.М., Андаев Е.И., Алленов А.В., Сидорова Е.А., Якович Н.В., Бондаренко Е.И., Гордейко Н.С., Балахонов С.В. 2018. Видовой состав и возможное эпидемиологическое значение иксодовых клещей (Ixodidae) на острове Рейнеке (Приморский край). Медицинская паразитология и паразитарные болезни 1: 48–52. [Nikitin A.Ya., Morozov I.M., Andaev E.I., Allenov A.V., Sidorova E.A., Yakovchits N.V., Bondarenko E.I., Gordeyko N.S., Balakhonov S.V. 2018. The species composition and possible epidemiological importance of ticks (Ixodidae) on Reyneke Island (The Primorye Territory). *Medical Parasitology and Parasitic Diseases* 1: 48–52. (In Russian)].
- Никитин А.Я., Зверева Т.В., Вержущая Ю.А., Ляпунов А.В., Рудаков Д.М., Колесникова В.Ю., Гордейко Н.С., Андаев Е.И. 2022. Фауна, обилие и инфицированность опасными для человека патогенами иксодовых клещей на острове Попова (Приморский край). *Паразитология* 56 (5): 418–428. [Nikitin A.Ya., Zvereva T.V., Verzhutskaya Yu.A., Lyapunov A.V., Rudakov D.M., Kolesnikova V.Yu., Gordeyko N.S., Andaev E.I. 2022. Fauna and abundance of Ixodid ticks and their infection of pathogens dangerous for humans on Popov Island (Primorsky Krai). *Parazitologiya* 56 (5): 418–428. (In Russian)]. <https://doi.org/10.31857/S0031184722050040>
- Обеспечение санитарно-эпидемиологического благополучия в период подготовки и проведения саммита АТЭС-2012. 2013. Онищенко Г.Г. (ред.). Новосибирск, Наука-Центр, 419 с. [Support of sanitary-epidemiologic well-being during preparation and holding of APEC-2012 Summit. 2013. Editor G.G. Onischenko. Novosibirsk, Nauka-Center, 419 pp.].
- Опыт создания карты иксодовых клещей Азиатской России. 1974. Прохорова Б.Б. (ред.). Иркутск, Изд-во института географии Сибири и Дальнего Востока, 84 с. [Opyt sozdaniya karty iksodovykh kleshchej Aziatskoj Rossii. 1974. Prohorova B.B. (ed.). Irkutsk, Institut geografii Sibiri i Dal'nego Vostoka, 84 pp. (in Russian)].
- Померанцев Б.И. 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae). Фауна СССР. Паукообразные. М.–Л., Изд-во АН СССР, 4 (2): 224 с. [Pomerancev B.I. 1950. Ixodid ticks (Ixodidae). Fauna of the USSR. Arachnoidea. Moscow–Leningrad, Publisher: USSR Academy of Sciences, 4 (2): 224 pp. (In Russian)].
- Сагдиева П.Д. 1984. Кровососущие клещи (Parasitiformes) млекопитающих заповедных территорий Приморского края. Дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 296 с. [Sagdieva P.D. 1984. Blood-sucking ticks (Parasitiformes) of mammals of the Primorsky Krai protected territories. Dis. ... cand. biol. sciences. Tbilisi, 296 pp.]
- Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ. 2010. Новосибирск–Москва, Товарищество научных изданий КМК, 256 с. [Animal communities and populations: ecological and morfological analysis. 2010. Novosibirsk–Moscow, KMK Association of Scientific Publications, 256 pp. (In Russian)].
- Трофименко И.П. 1966. К биологии иксодовых клещей в Южном Приморье. Известия Иркутского государственного научно-исследовательского противочумного института Сибири и Дальнего Востока 26: 355–358. [Trofimenko I.P. 1966. To the biology of ixodic ticks in the Southern Primorye. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo naucho-issledovatel'skogo protivochumnogo institute Sibiri i Dal'nego Vostoka* 26: 355–358. (In Russian)].
- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи. Подсемейство Ixodinae. Фауна СССР. Паукообразные. Л., Наука, 4 (4): 396 с. [Filippova N.A. 1977. Ixodid ticks. Subfamily Ixodinae. Fauna of the USSR. Arachnoidea. Leningrad, Nauka, 4 (4): 396 pp. (In Russian)].
- Филиппова Н.А. 1997. Иксодовые клещи подсем. Amblyomminae. Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные. СПб., Наука, 436 с. [Filippova N.A. 1997. Ixodid ticks from Amblyomminae subfamily. Fauna of Russia and bordering countries. Arachnidae. Saint Petersburg, Nauka, 436 pp. (In Russian)].
- Худяков И.С. 1968. К материалам по изучению иксодовых клещей в южном Приморье Дальнего Востока и на островах Японского моря. Известия Иркутского государственного научно-исследовательского противочумного института Сибири и Дальнего Востока 27: 323–331. [Khudyakov I.S. 1968. To the materials on the study of ixodid ticks in the southern Primorye of the Far East and in the islands of the Sea of Japan. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo naucho-issledovatel'skogo protivochumnogo institute Sibiri i Dal'nego Vostoka* 27: 323–331. (In Russian)].
- Шереметьев И.С. 2001. Наземные млекопитающие островов залива Петра Великого (Японское море). Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 148 с. [Sheremetiev I.S. 2001. Terrestrial mammals of the Islands of Peter the Great Bay (Sea of Japan). Dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences. Vladivostok, 148 pp. [(In Russian)].
- Шутикова А.Л., Леонова Г.Н., Лубова В.А. 2019. Эпизоотологическая ситуация по клещевым инфекциям в 2018 году на юге Дальнего Востока. Здоровье. Медицинская экология. Наука 1: 11–18. [Shutikova A.L., Leonova G.N., Lubova V.A. 2019. Epizootological situation of tick-borne infections in 2018 in the south of the Far East. *Health. Medical ecology. Science* 1: 11–18. (In Russian)]. <https://doi.org/10.5281/zenodo.2592479>

- Guglielmo A.A., Robbins R.G., Apanaskevich D.A., Estrada-Peña A., Robbins R.G., Petney T.N., Horak I.G. 2014. The Hard Ticks of the World (Acari: Ixodida: Ixodidae). – Springer Dordrecht Heidelberg New York London. 738 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-7497-1>
- Zamoto-Niikura A., Satô M., Kawabata H., Sato-Okubo K., Ando S., Ishihara C., Hanaki K.I. 2020. Investigation of tick-borne pathogens in ticks in Rishiri Island, Hokkaido, Japan. *Rishiri Studies* 39: 41–46. <http://riishiri.sakura.ne.jp/Sites/RS/download/392020.html>
- Zamoto-Niikura A., Saigo A., Sato M., Kobayashi H., Sasaki M., Nakao M., Suzuki T., Morikawa S. 2023. The presence of *Ixodes pavlovskyi* and *I. pavlovskyi*-borne microorganisms in Rishiri Island: an ecological survey. *Environmental Microbiology*. Downloaded from <https://journals.asm.org/journal/msphere> on 30 November 2023 by 84.237.74.194.
- Zhao G.P., Wang Y.X., Fan Z.W., Ji Y., Liu M.J., Zhang W.H., Li X.L., Zhou S.X., Li H., Liang S., Liu W., Yang Y., Fang L.Q. 2021. Mapping ticks and tick-borne pathogens in China. *Nature Communications* 12 (1075): 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-21375-1>. www.nature.com/naturecommunications
- Yamauchi T., Fukui Y., Watanabe M., Nakagawa H., Kamimura K. 2010. Forty cases of human infestations with hard ticks (Acari: Ixodidae) in Toyama Prefecture, Japan. *Medical Entomology and Zoology* 61: 133–143.

FAUNA AND ABUNDANCE OF IXODIDS (PARASITIFORMES, IXODIDAE)
ON ASKOLD ISLAND (PRIMORSKY KRAI):
UNIQUENESS, INFECTION WITH PATHOGENS

A. Ya. Nikitin, T. V. Zvereva,
Yu. A. Verzhutskaya, N. A. Kaisarova, N. S. Solodkaya,
N. V. Safonova, N. S. Gordeyko, E. I. Andaev,
V. Yu. Kolesnikova, S. V. Balakhonov

Keywords: Ixodid ticks, Askold Island, abundance, infection with pathogens

SUMMARY

Collecting of hard ticks by a flag from vegetation in Askold Island (Primorsky Territory) in May 17, 2023 has revealed the following 3 species: *Haemaphysalis longicornis* Neumann, 1901 (809 specimens), *Haemaphysalis japonica douglasi* Nuttall et Warburton, 1915 (223), *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (4). A total of 1036 tick specimens were collected. The territory of the western part of the island was surveyed: a broad-leaved maple forest (925 ticks were collected) and a large-grass meadow (111). Identification of tick species was carried out according to morphological characters. The hard tick fauna of Askold Island is characterized by: 1) the dominance of *H. longicornis*, which is absent on neighboring islands; 2) a high proportion of nymphs in May among representatives of the genus *Haemaphysalis* (*H. longicornis* 96.0%, *H. japonica* 25.1%), the peak abundance of which is common in July–August; 3) a high abundance of ticks (more than 90.0 individuals per flag-hour; 4) absence of males in *H. longicornis* (32 females were collected). PCR did not detect infection of 160 nymphs (pools of 20 individuals) *H. longicornis* with markers of nucleic acids of tick-borne encephalitis virus, borrelia, anaplasma, ehrlichia and West Nile fever. However, since representatives of the genus *Haemaphysalis* are known as carriers of many other pathogens, the high abundance of hard ticks and the incompleteness of data on their infection rate do not allow us to classify the territory of Askold Island as an epidemiologically low-risk territory.

УДК 576.895.775

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ТРЕХ КЛАССИФИКАЦИЙ ОТРЯДА БЛОХ (INSECTA, SIPHONAPTERA)

© 2024 г. С. Г. Медведев*

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

Поступила в редакцию 17.01.2024 г.

После доработки 23.01.2024 г.

Принята к публикации 27.01.2024 г.

Проанализированы морфологические основы и причины различий трех классификаций блох (Siphonaptera), предложенных во второй половине XX века.

Ключевые слова: блохи, Siphonaptera, классификация, морфология, признаки

DOI: 10.31857/S0031184724020054, **EDN:** YLKGAF

Целью настоящей публикации является анализ морфологических основ трех классификаций семейств отряда Siphonaptera. Классификации были предложены во второй половине 20 века – в Каталоге Ротшильдовской коллекции блох Британского музея, изданном в период с 1953 по 1987 г. (далее – КБМ), а также в работах Смита (Smit, 1982) и Медведева (1994, 1998а).

В настоящее время актуально установить причины различий классификаций, основанных на особенностях строения одних и тех же скелетных структур имаго блох. Ревизия сведений о морфологическом (Далее – МФ) разнообразии блох необходима и в свете широкого применения молекулярно-генетических (Далее – МГ) методов для построения филогений. При этом авторы этих ревизий не рассматривают особенности строения блох (Whiting et al., 2008), а предложенные ими МГ филогении всё в меньшей степени соответствуют МФ филогениям и классификациям (Zhu et al., 2015).

Данное обстоятельство объясняется тем, что выводы о филогенетической близости таксонов, основанные на признаках строения скелетных структур имаго, неоднозначны. Действительно блохам свойственны в высшей мере постоянный план строения отделов (тагм) и органов, а также сходство сенсорного аппарата. Однако на основе общих базовых черт у блох отмечается значительное разнообразие гомологичных органов и их структур. Кроме того, среди таксонов блох, с одной стороны, известны обособленные роды, выделяемые в монотипические семейства, с другой же стороны, представителям большей части родов блох присущи состояния признаков, отмечаемые также и у видов из других родов и семейств. Общее число сходных состояний признаков всех типов (258 состояний) почти в 1.8 раза превышает число состояний

(145), которые могут рассматриваться как синапоморфии (Медведев, 2018). Именно из-за широкого распространения гомоплазий систематики второй половины прошлого века выделяли большинство высших таксонов – родов и семейств – по наличию у их представителей уникальных комплексов признаков строения (далее – КП). При этом подчеркивалось, что отдельные сходные состояния признаков, составляющих в целом уникальный КП, отмечаются у видов из других родов и семейств (Jordan, 1947).

В настоящей статье мной не ставится задача построения кладограмм, которые при наличии такого количества гомоплазий будут заведомо неоднозначными. Цель настоящей публикации другая: установить причины противоречий МФ классификаций с точки зрения полноты признаков строения имаго. Для этого диагностические признаки таксонов ранга семейства и надсемейства были впервые сопоставлены посредством аналитических возможностей таблиц Excel. Полный же многоуровневый иерархический классификатор морфологических образований блох содержит более 2100 названий (Медведев, 2001a). В данной статье приведен сокращенный перечень отделов, органов и скелетных образований имаго блох, признаки строения которых были использованы при обосновании каждой из классификаций отряда.

Основу классификаций, предложенных в XIX и XX веках, составляли произвольные подобранные КП, отражающие интуитивно улавливаемое сходство блох различных таксонов. На определенном этапе за основу для выделения высших таксонов принимались КП, конвергентное сходство которых было обусловлено адаптациями к определенному образу жизни. Так, видам экологической группы «блохи шерсти» из разных семейств присущ «ишнопсиллоидный» морфотип головы. Признаки строения этого, а также «генерализованного», «пуликоидного» и «палеопсильного» адаптивных морфотипов подробно рассмотрены ранее (Медведев, 2017, 2023). КП могут быть выделены и на основе функционального единства отдельных структур. Ранее 92 скелетные структуры имаго были объединены в 15 морфофункциональных комплексов головы, груди и брюшка (Медведев, 2008). Можно предположить, что такие КП будут эволюционировать синхронно, т.е. представлять собой единый «сложный» признак.

Для применения МФ данных в целях совершенствования классификации отряда необходимо предложить метод выявления КП, значимых для решения задач таксономии. Можно предположить, что из многих возможных сочетаний признаков значимыми будут филетические КП, т.е. те, которые маркируют уникальные события эволюции и которые подтверждаются МГ данными.

Ниже в свете одной из гипотез происхождения отряда будут рассмотрены базовые особенности строения блох, а с точки зрения наличия или отсутствия ктенидиев – основные этапы становления их семейств. Результаты сравнения МФ основ трех указанных классификаций приведены в отдельном разделе. В Обсуждении приведены основные выводы настоящего исследования, а также оценены перспективы использования разных типов МФ признаков согласно представлениям о морфогенезе насекомых. Последнее важно для формулирования цели и задач следующего этапа анализа, направленного на установление филетических КП.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Из многих особенностей строения анализировались признаки, свойственные инфраотрядам и таксонам группы семейства – надсемействам, семействам и подсемействам. Перечень этих признаков представлен в трех источниках: 8-томном Каталоге Ротшильдовской коллекции блох

Британского музея (Hopkins, Rothschild, 1953, 1956, 1962, 1966, 1971; Mardon, 1981; Traub et al., 1983; Smit, 1987), а также в классификациях Смита (Smit, 1982) и Медведева (1994, 1998a).

На первом этапе текст с перечнем диагностических признаков таксона вносился в таблицу Excel целиком, так как он был приведен в первоисточнике. Далее исходная информация структурировалась: 1) разделялась на отдельные признаки строения той или иной структуры тела и 2) атрибутировалась указанием принадлежности структуры к органу и отделу тела, а также к таксону блох. Таким образом, таблица Excel содержит около 2500 записей двух типов: цитат исходного текста и производных от них унифицированных записей признаков строения блох.

Необходимо пояснить использованные ниже термины: отдел тела (тагма), морфофункциональный комплекс, орган (базовая структура) и структура (скелетное образование).

Тело взрослых блох, как и всех насекомых, подразделяется на три отдела: голову, грудь и брюшко. Тагмы тела подразделяются на органы, или базовые структуры, а также скелетные структуры. Базовые структуры имеются у всех представителей отряда, тогда как их отдельные скелетные образования могут быть в наличии или отсутствовать. Так, половая клешня представлена у самцов всех блох, а такие структуры, как ацетабулярный выступ и неподвижный палец, наиболее характерны для самцов блох из нескольких семейств. Например, у видов сем. Ceratorphylidae задненижний край тела клешни вытянут кзади и вооружен парой удлинённых ацетабулярных щетинок, расположенных у места сочленения подвижного пальца, или дигитоида. Задневерхний же угол тела клешни также образует отросток, или неподвижный палец. При этом на внутренней поверхности неподвижного пальца может быть расположено небольшое углубление для сочленения по типу замка с небольшим выступом на наружной поверхности уплощенного дигитоида. Однако у самцов во многих других семействах эти образования не развиты или отсутствуют (например, у блох сем. Pygiopsyllidae).

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ БЛОХ

Блохам свойственны значительная вариабельность гомологичных структур, имеющих единый план строения, и вследствие этого значительное видовое и таксономическое разнообразие. Согласно данным, накапливаемым посредством информационно-аналитической системы PARHOST1, мировая фауна отряда насчитывает более 2160 видов и 800 подвидов блох, которые относятся к 241 роду и 97 под родам из 19 семейств.

Следует отметить и наиболее эволюционно пластичные особенности строения блох, которые составляют основу таксономического разнообразия. Так, из 114 признаков и их 446 состояний 40% (40 признаков и их 163 состояний) характеризуют голову и переднегрудь, т.е. фронтальный комплекс структур. Структуры же нототрохантерального комплекса средне- и заднегруды характеризуются 18 признаками и 83 их состояниями. Оба комплекса имеют наибольшее адаптивное значение для блох: фронтальный комплекс обеспечивает продвижение сквозь волосистой покров хозяина, нототрохантеральный – обеспечивает ходьбу и прыжок. Значительное разнообразие признаков и их состояний (16 и 63, соответственно) отмечается среди структур полового аппарата самцов, что характерно и для других групп насекомых (Медведев, 2017, 2018).

Как неоднократно указывалось разными авторами, многие черты строения блох свидетельствуют о строгой монофилии этого отряда (например, Hennig, 1981). Хенниг (Hennig, 1981) не дал четкого определения положения блох и рассматривал их в качестве сестринской группы по отношению к двукрылым и мекоптерам в целом. Он указывал, что факт сходства строения преджелудка у блох и мекоптер является совершенно необъяснимым и делал акцент на многих различиях морфологии блох

и мекоптер. В частности, В. Хенниг обращал внимание на различия в строении нижнегубных пальп (2-члениковых у мекоптер и двукрылых и 4–5-члениковых у блох), наличие тергалных ремоторов ног у блох, которые отсутствуют у всех остальных представителей мекоптероидного комплекса. Согласно МГ и МФ данным, сестринской группой отряда Siphonaptera являются представителям сем. Boreidae отряда скорпионниц (Mesoptera). Однако в целом особенности строения головы, груди и брюшка блох резко отличны от особенностей ледничников рода *Boreus* Germar, 1817, которые обитают среди побегов мхов.

Особенности строения блох были подробно рассмотрены мною ранее (Медведев, 2003, 2023). Наиболее своеобразны из них следующие.

1. Тело блох уплощено с боков. Сильный прыжок блох обеспечивают развитые прыгательные мышцы удлинённых задних ног и специализированные скелетные структуры. Так, внутренние гребни нотума и плевры заднегруди гибко сочленены друг с другом, а вершина аподемы метастернита модифицирована в седловидный склерит (Медведев, 1991). Его поверхность и парные отростки служат местами прикрепления ножных и межсегментных мышц.

2. Фронтальный комплекс структур (Медведев, 2003) включает клиновидную головную капсулу, неподвижно соединённую с переднегрудью, а также крупные щитовидные коксы передних ног и развитые максиллярные пластинки. Следует отметить, что передняя пара ног сочленена с грудью только одним мышечком. Подвижность сустава обеспечивает работу передних ног, необходимую для быстрого и маневренного передвижения блох сквозь частицы грунта и волоски шерстного покрова хозяина. Для головы блох также характерно наличие глубоких усиковых ямок, в которых в состоянии покоя помещаются укороченные антенны с компактной булавой.

3. Средне- и заднегрудной сегменты груди блох обособлены, т.е. они не слиты в единый птероторакс, который присущ всем насекомым с полным превращением. Кроме ходьбы, мышцы и структуры заднего отдела груди обеспечивают прыжок, мышцы и структуры среднегрудного отдела груди – подвижность фронтального комплекса.

4. Брюшко блох подразделяется на несколько подсистем: немодифицированные 1–7-й сегменты, модифицированные 8-й и 9-й сегменты, а также постгенитальный отдел, образованный редуцированными 10-м и 11-м сегментами. Совокупительный орган самцов блох, или эдеагус, уникален сложностью: его образует полтора десятка небольших склеритов. При этом у самцов имеется больше брюшных ганглиев (8), чем у самок (7), и задний край пигидиального щитка отделен от анального тергита, тогда как у самок эти структуры слиты друг с другом. Поскольку у самцов пигидиальная пластинка отделена от анального тергита, то можно говорить о том, что они являются самостоятельными образованиями, которые не следует объединять в один сегмент. Анальные лопасти являются комплексными образованиями, в состав которых могли войти редуцированные 11 и 12-й сегменты брюшка. Здесь же находятся церки, которые у представителей других отрядов насекомых относят к 11-му сегменту брюшка. Можно предположить, что процесс слияния терминальных сегментов брюшка у самок зашел несколько дальше, чем у самцов.

У самок отверстие влагалища расположено между 8-м и 9-м стернитами, при этом 9-й стернит у них представляет собой округлый склерит на вершине брюшка. У самцов эдеагус занимает положение между 9-м стернитом и вентральной лопастью проктигера. 9-й стернит самцов, как уже отмечалось выше, является сложно устроен-

ной структурой, дифференцированной на отделы – горизонтальную и вертикальную ветви. Между дорсальной стенкой эдеагуса и вентральной анальной лопастью расположен мембранозный участок. Здесь у самцов блох подсем. Neopsyllinae, а также родов *Stenoponia* (Stenoponiinae) и *Hystrichopsylla* (Hystrichopsyllinae) перед анальным стернитом имеется склерит треугольной формы. У блох рода *Hypsophthalmus* (Chimaeropsyllidae) на этом склерите имеется одна щетинка.

5. Обитание блох в закрытом пространстве привело к редукции сложных глаз, а также к формированию наиболее заметной аутапоморфии отряда – пигидия, уникального сенсорного органа, расположенного на дорсальной поверхности преданального отдела брюшка. Пигидий образован несколькими десятками компактно сгруппированных трихоботрий и хордотональных сенсилл.

6. Характерные для блох гребни, или ктенидии, как правило, имеются на заднем крае пронотума, они могут находиться также на голове, метанотуме груди и некоторых тергитах брюшка. Крупные, плоские, массивные и плотно сомкнутые зубцы ктенидиев неподвижно слиты со стенками нотумов и тергитов, что отличает их от утолщенных, часто шипообразных, щетинок, которые подвижно сочленяются с телом.

Для объяснения причин возникновения ктенидиев следует обратить внимание на тот очевидный факт, что у блох сегменты средне- и заднегруди, а также тергиты брюшка полностью открыты сзади, а их задние края вытянуты в виде воротничков. Логично предположить, что при частичной редукции стенок головы, груди и брюшка щетинки их хетома неподвижно слились с краями воротничков нотумов передне- и заднегруди, а также тергитов брюшка (Медведев, 2001б).

Таким образом, по признакам строения блохи значительно отличаются от других кровососущих эктопаразитов млекопитающих с дорсовентрально уплощенным телом, т.е. вшей, клопов, мух семейств Nycteribiidae и Hippoboscidae.

Особое строение головы и груди обуславливает обитание блох в таких условиях, где полная утрата крыльев компенсируется появлением способности прыгать, а сочленения грудных сегментов сохраняют подвижность. У предковых форм блох были уже полностью редуцированы мандибулы, а максиллы вытянуты и способны прорезать поверхность кожного покрова для кровососания.

Необходимость наскакивать на прокормителя для питания и при этом избегать попыток хозяина раздавить кровососа способствовала дальнейшему развитию у блох способности прыгать. Можно предположить, что предками блох была небольшая группа близких видов, способных нападать на прокормителя для кровососания не с воздуха, как двукрылые насекомые, а с поверхности земли в травянисто-кустарниковых биотопах или в подземных норах. Такая жизненная стратегия была единственно возможной для небольшой группы прыгающих насекомых, у которых в результате каких-то генетических перестроек были утрачены крылья.

Местами обитания предков блох могли быть густые заросли кустарников, в которых древние млекопитающие скрывались от хищных динозавров. Они, подобно землеройкам, могли перемещаться здесь по постоянным тропкам. Фактической основой для данной гипотезы служит пример паразитов насекомоядных – блох рода *Palaeopsylla*, нападающих на бурозубок во время их перемещения по определенным маршрутам. Данный род блох – один из нескольких известных из балтийского эоценового янтаря, а бурозубковые рассматриваются как наиболее близкие по строению и образу жизни к протомлекопитающим.

В свете данной гипотезы можно предположить, что многие признаки строения имаго блох, рассматриваемые как типичные адаптации к паразитическому образу жизни, таковыми в период их возникновения не являлись. Общий план строения сформировался еще у предков блох как преадаптация к определенному «подстерегающе-преследующему» типу нападения на теплокровного прокормителя с целью кровососания как в норе хозяина, так и вне ее. Морфологические особенности соответствовали не только условиям нахождения в шерстном покрове хозяина, но и определенным условиям внешней среды – необходимости обитания среди микрочастиц грунта и фрагментов растительности в припочвенном слое. Так, большинство представителей отряда блох (кроме небольшой группы видов – специализированных стационарных паразитов и «блох шерсти») только периодически находится на хозяине для кровососания.

На распространение блох влияют не только наличие хозяина-прокормителя, но и условия внешней среды, т. е. температура и влажность в местах обитания хозяина, в частности микроклимат нор. Блохи не паразитируют на хозяевах, обитающих в переувлажненных местах или ведущих водный образ жизни. В подстилку гнезда хозяина блохи откладывают яйца, здесь происходят развитие личинок и выплod из куколки имаго.

Подобную же стратегию кровососания на теплокровных хозяевах могли пытаться освоить представители и других отрядов насекомых. Вероятно, этим обусловлены находки ископаемых форм, в отдельных чертах строения сходных с современными блохами. Однако из всех потенциальных «претендентов» на питание кровью теплокровных животных способ «подстерегающе-преследующего» нападения освоила только одна группа насекомых с полным превращением, т. е. блохи, базовые черты строения которых были перечислены выше. Эти особенности строения являются критерием для различения реальных предков блох среди ископаемых форм.

Согласно МГ и МФ данным, особенности эволюции отряда блох следующие. По мере накопления сведений о МГ разнообразии видов различных родов и семейств все более выраженной становится асимметрия филогенетических деревьев. Их левая, наиболее близкая к корню, часть, представлена обособленными стволами, тогда как правая, близкая к вершине, – густой «кроной». Густые ветви – это виды и роды крупных таксономических групп: в Северном полушарии это сем. *Ceratophyllidae*, ряд триб семейств *Leptopsyllidae* и *Huysrichopsyllidae*, в Южном полушарии – семейства *Pugiosyllidae*, *Stivaliidae* и *Rhopalopsyllidae*. Разнообразные представители этих таксонов осваивали с грызунами и зайцеобразными горные и степные ландшафты Евразии и Северной Америки, а также Южной Азии и Австралии. Обособленные же и маловетвленные стволы филогенетических реконструкций представлены небольшими по объему таксонами, которые, согласно образному выражению Джордана (Jordan, 1947), являются сохранившимися фрагментами разборной картинки-загадки (puzzle), значительная часть которой утрачена. Так, только по единичным родам и видам известны австралийские сем. *Macropsyllidae* и подсем. *Staneopsyllinae*. Последнее относят к австрало-американскому семейству шлемоносных блох (*Stephanocircidae*). Очевидно, что они представляют остатки фауны паразитов сумчатых и плацентарных, вымершей вследствие оледенения Антарктиды и аридизации Австралии. К «осколкам» древней фауны могут быть отнесены южноафриканское сем. *Chimaeropsyllidae* и южноамери-

канский род *Adoratopsylla* Ewing, 1925. Судя по МГ филогениям, южноамериканский род *Adoratopsylla* – наиболее древняя группа хистрихосилломорфных блох, часть фауны которых также вымерла.

Углубленный анализ распространения и паразито-хозяйных отношений видов блох мировой фауны (Медведев, 1997а, 1997б, 1998б, 2000а, 2000б, 2002), их морфологического (Медведев, 1994, 1998а) и молекулярно-генетического (Whiting et al., 2008; Zhu et al., 2015) разнообразия показывает, что различные филетические группы блох ранга семейства формировались неоднократно, начиная с мелового периода. При этом ктенидии могли быть в наибольшей мере свойственны наиболее древним таксонам блох. Можно предположить, что ктенидии способствовали становлению паразитизма блох на млекопитающих в условиях еще надземных микростадий, т.е. вне подземной гнездовой камеры. В этот период сформировались блохи с головными ктенидиями семейств *Hystriochopsyllidae*, *Macropsyllidae*, *Stephanocircidae* и *Chimaeropsyllidae*, а также подсем. *Leptopsyllinae* (*Leptopsyllidae*). В дальнейшем освоение блохами норных убежищ грызунов способствовало видовой дивергенции такого крупного семейства, как сем. *Ceratophyllidae* в Северном полушарии, а также семейств *Pugiopsyllidae* и *Stivaliidae* – в Южном. Блохи этих крупных семейств лишены головных ктенидиев, которые уже не имели такого адаптивного значения в условиях ограниченного пространства норы.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ КЛАССИФИКАЦИЙ

Во второй половине XX в. были предложены три классификации отряда *Siphonaptera*. Ниже будут рассмотрены органы и их скелетные структуры, признаки строения которых послужили основанием для выделения семейств и надсемейств отряда.

Ко времени окончания издания КБМ и публикации классификации Ф. Смита было известно 1868 видов из 239 родов, тогда как к 1998 г. – времени опубликования классификации С.Г. Медведева – уже 2245 видов из 246 родов.

Подробно основные этапы развития классификации блох были рассмотрены ранее (Медведев, 2002). Здесь же надо отметить, что с 1820 по 1978 г. было предложено 19 ныне принятых названий семейств, а еще 12 названий были сведены в синонимы. За период с 1904 по 1985 г. было описано также 23 подсемейства, которые в настоящее время принимаются как валидные. Последние таксоны ранга семейства были описаны в конце 1970-х годов, когда ряд родов сем. *Pugiopsyllidae* был выделен в отдельное подсем. *Stivaliinae* Mardon, 1978. Сейчас подсем. *Stivaliinae* придается ранг семейства в составе надсем. *Pugiopsylloidea*. В середине 1980-х годов в составе сем. *Hystriochopsyllidae* s. l. было описано подсем. *Liuopsyllinae* Zhang, Wu et Liu, 1985. Позднее таксоны ранга подсемейства и семейства не описывались.

Согласно классификации КБМ, отряд блох делится на три надсемейства: 1) *Pulicoidea* (в его составе семейства *Tungidae* и *Pulicidae*), 2) *Malacopsylloidea* (*Malacopsyllidae* и *Rhopalopsyllidae*) и 3) *Ceratophylloidea* (объединяет все остальные семейства) (Jordan, 1947; Johnson, 1957; Hopkins, 1958). Признаки этих таксонов были указаны в виде тез и антитез определительных таблиц семейств, надсемейств и подсемейств, перечня основных диагностических и дополнительных признаков таксонов. Кроме того, была приведена схема филогенетических отношений, опубликованная в 1-м томе КБМ (Hopkins, Rothschild, 1953).

Таблица 1. Таксономическое положение семейств блох согласно трем классификациям отряда блох (Siphonaptera)

Table 1. Taxonomic position of the flea families according to the three classifications of the flea order (Siphonaptera)

№	Семейства	КБМ, 1953–1987	Smit, 1982	Медведев, 1994, 1998
1	Pulicidae	Pulicoidea	Pulicoidea	Pulicomorpha/Pulicoidea
2	Tungidae	Pulicoidea	Pulicoidea	Pulicomorpha/Pulicoidea
3	Malacopsyllidae	Malacopsylloidea	Malacopsylloidea	Pulicomorpha/ Malacopsylloidea
4	Rhopalopsyllidae	Malacopsylloidea	Malacopsylloidea	Pulicomorpha/ Malacopsylloidea
5	Vermipsyllidae	Ceratophylloidea	Vermipsylloidea	Pulicomorpha/ Vermipsylloidea
6	Ancistropsyllidae	Ceratophylloidea	Ceratophylloidea	Pulicomorpha/ Ancistropsylloidea
7	Ceratophyllidae	Ceratophylloidea	Ceratophylloidea	Ceratophyllomorpha/ Ceratophylloidea
8	Xiphiopsyllidae	Ceratophylloidea	Ceratophylloidea	Ceratophyllomorpha/ Ceratophylloidea
9	Ischnopsyllidae	Ceratophylloidea	Ceratophylloidea	Ceratophyllomorpha/ Ceratophylloidea
10	Leptopsyllidae	Ceratophylloidea	Ceratophylloidea	Ceratophyllomorpha/ Ceratophylloidea
11	Coptopsyllidae	Ceratophylloidea	Hystrichopsylloidea	Pulicomorpha/ Coptopsylloidea
12	Chimaeropsyllidae	Ceratophylloidea	Hystrichopsylloidea	Hystrichopsyllomorpha/ Hystrichopsylloidea
13	Ctenophthalmidae	Ceratophylloidea: как подсем. Ctenophthalminae сем. Hystrichopsyllidae	Hystrichopsylloidea	Hystrichopsyllomorpha: как подсем. Ctenophthalminae сем. Hystrichopsyllidae
14	Hystrichopsyllidae	Ceratophylloidea	Hystrichopsylloidea	Hystrichopsyllomorpha/ Hystrichopsylloidea
15	Lycopsyllidae	Ceratophylloidea/ Pygiopsyllidae: в ранге подсемейства	Hystrichopsylloidea	Pygiopsyllomorpha/ Pygiopsylloidea
16	Pygiopsyllidae	Ceratophylloidea/ Pygiopsyllidae: в ранге подсемейства	Hystrichopsylloidea	Pygiopsyllomorpha/ Pygiopsylloidea
17	Stivaliidae	Ceratophylloidea/ Pygiopsyllidae: в ранге подсемейства	Hystrichopsylloidea	Pygiopsyllomorpha/ ygiopsylloidea
18	Macropsyllidae	Ceratophylloidea	Hystrichopsylloidea	Hystrichopsyllomorpha/ Macropsylloidea
19	Stephanocircidae	Ceratophylloidea	Hystrichopsylloidea	Hystrichopsyllomorpha/ Stephanocircidoidea

Таблица 2. Скелетные структуры имаго блох и использование признаков их строения в трех классификациях 19 семейств отряда

Table 2. Skeletal structures of adult fleas and the use of features of their structure in three classifications of 19 families of the detachment

Иерарх код	Структура	КБМ	Смит, 1982	Медведев, 1994, 1998
1. Голова				
1.0. Пропорции				
1.0.1.	Отношение длины передней и задней части головы	1		19
1.1. Головная капсула				
1.1.1. Клипео-фронтально-теменной комплекс структур				
1.1.1.1.	Стенка лица			
1.1.1.1.1.	Форма лба	8		
1.1.1.1.2.	Преоральный край	1	1	19
1.1.1.1.3.	Кампаниформные сенсиллы		2	19
1.1.1.1.4.	Лицевой зубчик	16	8	19
1.1.1.2.	Межусиковая стенка	12	10	19
1.1.1.3.	Теменная стенка			
1.1.1.3.1.	Кампаниформные сенсиллы			19
1.1.1.3.2.	Утолщение стенки	10	1	
1.1.2. Генальный комплекс структур				
1.1.2.1.	Усиковые ямки	13	17	19
1.1.2.2.	Щечная лопасть	4		19
1.1.2.3.	Заднщечный мост			19
1.1.2.4.	Ктенидии	15	4	19
1.1.2.5.	Хетом	6	8	
1.1.3. Окципитальный комплекс структур				
1.1.3.1.	Затылочная камера	1	3	19
1.1.3.2.	Передние ветви тенториума	8	10	19
1.1.3.3.	Тенториальный мост			19
1.2. Антенны				
1.2.	Антенны	8	7	
1.3. Глаза				
1.3.	Глазной бокал	14	4	
1.4. Ротовые придатки				
1.4.1.	Верхняя губа			
1.4.2.	Эпифаринкс			

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continuation

Иерарх код	Структура	КБМ	Смит, 1982	Медведев, 1994, 1998
1.4.3.	Максилла			
1.4.3.1.	Максиллярные пластинки	1		
1.4.4.	Нижнегубные пальпы	6	1	
2. Грудь				
2.0. Пропорции сегментов груди				
			1	
2.1. Переднегрудной отдел				
2.1.1. Нотум и плевростерна				
2.1.1.1.	Пронотум			
2.1.1.1.1.	Дорсолатеральная стенка			
2.1.1.1.1.	Хетом			
2.1.1.1.2.	Ктенидий	7	9	19
2.1.1.1.3.	Нижний край	3	8	19
2.1.1.2.	Проплевростерна			
2.1.1.2.1.	Боковые стенки			
2.1.1.2.1.1.	Вырезка шейной пластинки	1	1	19
2.1.2.2.2.	Стерральная стенка	3		
2.1.2.2.3.	Аподема			19
2.1.1.3.	Шейная пластинка	1	1	19
2.1.1.4.	1-я грудная соединительная пластинка			
2.1.1.4.1.	Склерит соединительной пластинки	1		19
2.1.1.4.2.	1-е грудное дыхальце			
2.1.2. Передняя (первая) пара ног				
2.1.2.1.	Коксы			
2.1.2.2.	Вертлуг			
2.1.2.3.	Бедро	5	5	
2.1.2.4.	Голень			
2.1.2.5.	Лапка			
2.1.2.5.1.	5-й членик			
2.1.2.5.1.1.	Подошвенные щетинки			
2.1.2.5.1.2.	Коготки		1	

2.2. Среднегрудной отдел

2.2.1. Нотум и плевростерна

2.2.1.1.	Мезонотум			
2.2.1.1.1.	Мезофрага			19
2.2.1.1.2.	Дорсолатеральная стенка мезонотума			
2.2.1.1.3.	Воротничок			
2.2.1.1.3.1.	Псевдосеты	9	6	19
2.2.1.1.4.	Хетом			
2.2.1.2.	Мезоплевростерна			19
2.2.1.2.1.	Мезоплефра			
2.2.1.2.1.1.	Мезоплевральная склеротизация			
2.2.1.2.1.2.	Мезоплевральный тяж	9	11	19
2.2.1.3.1.3.	Хетом			
2.2.1.3.	Мезостернит	1		
2.2.1.3.	Стернит			
2.2.1.3.	Аподема			19
2.2.1.3.1.	Межкоксальный отросток			
2.2.1.3.2.	Гребень вершины аподемы			
2.2.1.4.	2-я грудная соединительная пластинка			19
2.2.1.4.1.	Склерит пластинки			19
2.2.1.4.2.	2-е грудное дыхальце	1		

2.2.2. Средняя (вторая) пара ног

2.2.2.1.	Коксы			
2.2.2.1.1.	Гребень на наружной стенке коксы	15	1	
2.2.2.2.	Вертлуг			
2.2.2.3.	Бедро			
2.2.2.4.	Голень			
2.2.2.5.	Лапка			
2.2.2.5.1.	5-й членик			
2.2.2.5.2.	Подошвенные щетинки			
2.2.2.5.3.	Коготки			

2.3. Заднегрудной отдел

2.3.1. Нотум и плевростерна

2.3.1.1.	Метанотум			
----------	-----------	--	--	--

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continuation

Иерарх код	Структура	КБМ	Смит, 1982	Медведев, 1994, 1998
2.3.1.1.0.	Отношение высоты метанотума к длине	1		
2.3.1.1.1.	Метафрагма			
2.3.1.1.2.	Дорсолатеральная стенка метанотума			
2.3.1.1.2.1.	Хетом			
2.3.1.1.2.2.	Гребень метанотума	1		
2.3.1.1.2.3.	Воротничок			
2.3.1.1.2.3.1.	Ктенидии		1	19
2.3.1.1.2.3.2.	Зубчики	8	4	19
2.3.1.1.3.	Боковая пластинка метанотума		1	
2.3.1.1.4.	Метаплевральный узел	1		
2.3.1.2.	Метаплевростерна			
2.3.1.2.1.	Метаплевра			
2.3.1.2.1.1.	Метаэпистерна	1		
2.3.1.2.1.1.1.	Сквамулюм	2	5	19
2.3.1.2.1.1.2.	Метаэпистернальная склеротизация	1		
2.3.1.2.1.1.3.	Хетом			
2.3.1.2.1.2.	Гребень метаплевры	1		
2.3.1.2.1.3.	Метэпимер	1	1	
2.3.1.2.1.3.1.	Высота метэпимера	3		
2.3.1.2.1.3.2.	Хетом		2	
2.3.1.2.1.3.3.	Третье грудное дыхальце	1		19
2.3.1.2.2.	Третья грудная пластинка	8	6	19
2.3.1.2.3.	Метастернит	1		
2.3.1.2.3.1.	Стернит			
2.3.1.2.3.2.	Аподема			19
2.3.1.2.3.3.	Седло аподемы	1		19
2.3.2. Задняя (третья) пара ног				
2.3.2.0.	Пропорции задних ног		2	
2.3.2.1.	Кокса			
2.3.2.1.1.	Гребень наружной стенки кокс	2		
2.3.2.1.2.	Хетом коксы	7	9	

2.3.2.1.3.	Бедро		1	
2.3.2.1.4.	Голень	3	7	
2.3.2.1.5.	Лапка			
2.3.2.1.5.1.	5-й членик задней пары ног	7	8	

3. Брюшко

3.1. Немодифицированные I-VII сегменты

3.1.1. Сегмент I

3.1.1.1.	Тергит 1-й			
3.1.1.1.1.	Хетом	1	1	19
3.1.1.1.2.	Ктенидии	1	1	
3.1.1.1.3.	Зубчики	2		

3.1.2. Сегмент II

3.1.2.1.	Тергит 2-й			
3.1.2.1.1.	Хетом	1		
3.1.2.1.2.	Ктенидии	1		
3.1.2.1.3.	Зубчики	2		
3.1.2.1.4.	Дыхальце	2		
3.1.2.2.	Стернит 2-й			
3.1.2.2.1.	Хетом	1		
3.1.2.2.2.	Наружная скульптура кутикулы(стриатум)	1		

3.1.3. Сегмент III

3.1.3.1.	Тергит 3-й			
3.1.3.1.1.	Хетом			
3.1.3.1.2.	Ктенидии			
3.1.3.1.3.	Зубчики	2		
3.1.3.1.4.	Дыхальце	2		
3.1.3.2.	Стернит 3-й			
3.1.3.2.1.	Хетом			

3.1.4. Сегмент IV

3.1.4.1.	Тергит 4-й			
3.1.4.1.1.	Хетом			
3.1.4.1.2.	Ктенидии			
3.1.4.1.3.	Зубчики	2		
3.1.4.1.4.	Дыхальце	2		
3.1.4.2.	Стернит 4-й			
3.1.4.2.1.	Хетом			

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continuation

Иерарх код	Структура	КБМ	Смит, 1982	Медведев, 1994,1998
3.1.5. Сегмент V				
3.1.5.1.	Тергит 5-й			
3.1.5.1.	Хетом			
3.1.5.1.	Ктенидии			
3.1.5.1.	Зубчики	2		
3.1.5.1.	Дыхальце	2		
3.1.5.2.	Стернит 5-й			
3.1.5.2.	Хетом			
3.1.6. Сегмент VI				
3.1.6.1.	Тергит 6-й			
3.1.6.1.1.	Хетом			
3.1.6.1.2.	Ктенидии			
3.1.6.1.3.	Зубчики	2		
3.1.6.1.4.	Дыхальце	2		
3.1.6.2.	Стернит 6-й			
3.1.6.2.1.	Хетом			
3.1.7. Сегмент VII				
3.1.7.1.	Тергит 7-й			
3.1.7.1.1.	Хетом			
3.1.7.1.2.	Предпигидиальные щетки	1	1	
3.1.7.1.3.	Дыхальце	2		
3.1.7.2.	Стернит 7-й			
3.1.7.2.1.	Хетом			
3.2. Модифицированные VIII и IX сегменты				
3.2.1. Сегмент VIII				
3.2.1.1.	Тергит 8-й	5	6	19
3.2.1.1.1.	Хетом	1		
3.2.1.1.2.	Дыхальце			
3.2.1.2.	Стернит 8-й	8	1	19
3.2.1.2.1.	Хетом			
3.2.2. Сегмент IX				
3.2.2.1.	Тергит 9-й	3	4	19
3.2.2.1.1.	Аподема			19

3.2.2.2.	Стернит 9-й	8	3	19
3.2.2.2.1.	Вертикальная ветвь стернита 9-го			
3.2.2.2.2.	Горизонтальная ветвь стернита 9-го			19
3.4. 2.2.3.	Сочленение с 9-м стернитом			19
3.2.2.2.4.	Орган Вагнера 9-го стернита	2		
3.3. Половая клешня				
3.3.1.	Тело половой клешни	7	7	19
3.3.1.1.	Ацетабулярный отросток			
3.3.1.2.	Дигитоид (подвижный отросток, палец)			
3.3.1.3.	Неподвижный палец (отросток)	5	1	19
3.3.2.	Аподема			
3.3.2.1.	Внутренний канал аподемы			19
3.4. Эдеагус				
3.4.1. Каркас				
3.4.1.1.	Наружная стенка (чехол)	5	1	19
3.4.1.2.	Аподема			19
3.4.1.3.	Вилка			
3.4.2. Якорные структуры				
3.4.2.1.	Апикальные склериты	1		19
3.4.2.2.	Крючки	2		19
3.4.3. Склериты внутреннего протока				
3.4.3.1.	Внутренняя трубка			19
3.4.3.2.	Сателлитный склерит			19
3.4.3.3.	Серповидный склерит			19
3.4.3.4.	Центральный склерит			19
3.4.3.5.	У-склерит			19
3.4.3.6.	Гипотендон	1	1	19
3.4.3.7.	Эндотендоны	1	1	
3.5. Половой аппарат самки				
3.5.1. Влагалище				
3.5.1.1.	Влагалище	1	1	
3.5.2. Протоки семяприемника				
3.5.2.2.	Протоки семяприемника		4	
3.5.2.2.	Семяприемник	11	7	

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continuation

Иерарх код	Структура	КБМ	Смит, 1982	Медведев, 1994, 1998
3.6. Терминальные сегменты				
3.6.1. Пигидиальная пластинка				
3.6.1.	Пигидий	14	9	
3.6.2. Анальный сегмент и церки				
3.6.2.1.	Анальный сегмент			
3.6.2.1.1.	Анальный тергит	1		
3.6.2.1.1.	Анальный стернит			
3.6.2.2.	Церки	11	6	

Примечания. Цифрами отмечено количество семейств, для которых были указаны особенности строения данной структуры.

Согласно классификации Ф. Смита, отряд был разделен на пять надсемейств – Hystrichopsylloidea, Ceratophylloidea, Malacopsylloidea, Vermipsylloidea и Pulicoidea. Новые таксономические группировки в этой классификации были выделены вследствие деления сем. Hystrichopsyllidae на два семейства: Stenophthalmidae и собственно сем. Hystrichopsyllidae s. str. Последнее включало подсем. Hystrichopsyllinae и австралийское сем. Macropsyllidae. Блох этих таксонов объединяет наличие двух семяприемников. На основании этого же признака, а также отсутствия зубчиков на метанотуме сем. Hystrichopsyllidae s. str. и монотипное сем. Coptopsyllidae были объединены в надсем. Hystrichopsylloidea.

В классификации С.Г. Медведева семейства и надсемейства были впервые объединены в четыре инфраотряда: Pulicomorpha, Hystrichopsyllomorpha, Pugiopsyllomorpha и Ceratophyllomorpha. Классификация строилась по итогам результатов сравнительно-анатомических исследований гомологичных органов и структур всех отделов и сегментов тела имаго. Среди многих особенностей строения были отобраны 50 признаков, конгруэнтные сочетания которых и послужили основой для выделения инфраотрядов и надсемейств (Медведев, 1994, 1998a).

Данные о структурах, признаки которых использовались в трех классификациях, приведены в табл. 2. В общей же сложности во всех трех классификациях были использованы признаки 67 органов и их 104 структуры. Наибольшее разнообразие признаков отмечается у наиболее сложно устроенных органов блох. Так, при описании таксонов были указаны признаки 12 структур эдегуса, от четырех до пяти структур 9-го стернита самцов, половой клешни и дорсальной части заднегруди, или метанотума.

В основу классификации КБМ положены признаки строения 96 структур 56 органов, классификации Ф. Смита – 51 структура 43 органов, классификации С.Г. Медведева, соответственно – 47 структур и 32 органа. Признаки головы составляли от

18 до 25%, груди – 37–38%, а брюшка – от 37 до 44% от их общего числа. Судя по данным, представленным в табл. 2, в качестве диагностических маркеров использованы признаки большинства структур всех трех тагм тела.

Имеются следующие особенности в подборе и формулировке признаков различных структур, использованных для характеристики семейств.

1) Во всех трех классификациях признаки типа «наличие/отсутствие» применяются для таких скелетных образований, как лицевые зубчики, межусиковая бороздка, вырезки для шейных пластинок, сквamuлюм (рудиментарный отросток на верхнем крае метэпистерны), 9-й тергит брюшка, неподвижный отросток половой клешни, церки самок, ктенидии и зубчики, и дополнительные ряды щетинок. Признаки типа «особенности строения» используются для передних ветвей тенториума, усиковых ямок, нижнего края пронотума, мезоплеврального тяжа (внутренний тяж плевры среднегруди), 8-го тергита и гипотендона.

2) Ряд скелетных образований упоминается при обосновании всех трех классификаций, но при этом используются различные признаки их строения. Это касается, например, нижней части переднегруди, или проплевростерны. Так, в классификации С.Г. Медведева акцент делается на степень развития усиковых ямок на плеврах и внутреннего скелета – аподем проплевростерны. Ф. Смит ограничивается указанием на особенности строения вентральной стенки проплевростерны и, в частности, отмечает здесь наличие хорошо развитого медиального выступа у блох отдельных семейств.

3) Ряд признаков, хорошо маркирующих отдельные таксоны, упоминается единожды. Например, максиллярная лопасть у блох большинства семейств имеет треугольную форму и только у паразитов летучих мышей сем. *Ischnopsyllidae* она параллельносторонняя. Только у блох двух семейств – *Stephanociricidae* и *Macropsyllidae* – имеются поперечные склеротизации на теменной стенке, а передняя часть головы сильно уплощена сбоков.

4) Ряд признаков строения уточняется. Так, в качестве отличительного признака блох монотипного сем. *Coptopsyllidae* указывается наличие «клипеуса». В действительности эта глубокая складка на лицевой стенке представляет собой сильно развитый лицевой зубчик (Медведев, 1988).

5) Во всех трех классификациях упоминаются ктенидии головы, ктенидии и зубчики на груди, на 1–6-м сегментах брюшка, а также псевдосеты, расположенные на внутренней поверхности воротничка мезонотума. Однако при описании особенностей строения этих структур используются разные формулировки. Так, в классификациях КБМ и Ф. Смита акцент делается на наличие или отсутствие блох 1) на теле в целом, 2) на голове и нотуме (спинке) переднегруди (пронотуме), 3) на метанотуме и тергитах брюшка с 1-го по 6-й. В классификации С.Г. Медведева эти особенности зубчиков и зубцов учитываются, но при этом отмечаются и особенности расположения зубчиков. Так, у пигиопсилломорфных блох основание зубчиков находится в вырезках на заднем крае воротничков заднегруди и брюшных тергитов, тогда как у блох других инфраотрядов задний край прямой, т.е. не имеет углублений в основании зубчиков.

6) При обосновании классификаций КБМ и Ф. Смита не учитывались важные особенности строения стенки головы, расположенной между вершинами усиковых

ямок. Например, у пуликоморфных блох наружная поверхность межусиковой стенки гладкая, без следов бороздки или шва, но при этом на ее внутренней поверхности у обоих полов имеется поперечный межусиковый валик. Эти и другие особенности строения межусиковой стенки впервые были использованы при объединении надсемейств в инфраотряды (Медведев, 1998).

7) Во всех трех классификациях упоминаются признаки строения двух рудиментарных структур плевр средне- и заднегруди: мезоплеврального тяжа и сквамеллюма. Детальный анализ показал, что строение указанных структур и строение нижнего края пронотума хорошо коррелируют друг с другом. Таким образом, большую группу семейств можно объединить в инфраотряд Pulicomorpha.

8) Для классификации С.Г. Медведева используются признаки строения грудных соединительных пластинок, а также эндоскелета – стернитов средне- и заднегруди, аподем всех трех грудных сегментов, фрагм нотумов, аподемы 9-го тергита, внутреннего канала аподемы половой клешни, внутренних склеритов эдеагуса. Кроме того, учтены особенности сочленения ветвей мезоплеврального тяжа с верхним краем плевры и нижним краем мезонотума, а также разнообразные типы строения лицевых зубчиков.

ОБСУЖДЕНИЕ

Очевидно, что на начальных этапах классифицирование основывается на наиболее заметных чертах строения, т.е. на свойствах объекта, которые фиксируются в сознании исследователя первыми. Однако в дальнейшем отбираются те признаки, которые представляют собой наиболее интегрированную и, соответственно, информативную часть свойств классифицируемых объектов. В связи с этим, на мой взгляд, целесообразно различать такие понятия, как «особенности» и «признаки» строения. Сравнительно-анатомический анализ гомологических структур позволяет выявить многие детали строения, а также диапазон их варибельности. Однако не всякие особенности могут стать признаком, представляющим достаточную информацию для маркирования таксона.

Морфологическая пластичность только некоторых из многих скелетных структур блох послужила основой для выделения таксономических групп ранга семейства. В дальнейшем при описании новых высших таксонов отряда необходимо приводить признаки строения этих структур. Необходимость единого плана описания признаков всех гомологичных структур обуславливается закономерностями онтогенеза насекомых. Органы насекомых формируются из различных клеточных компарментов имагинальных дисков. Работа гомеозисных генов обеспечивает последовательное включение различных подпрограмм, или блоков (батарей) генов (García-Bellido et al., 1979; Робертис и др., 1990). Можно только предполагать, какое число блоков структурных генов достаточно для формирования дефинитивной скелетной структуры взрослого насекомого из тотипотентных клеток имагинальных дисков. Возможно, что у блох количество таких подпрограмм (или блоков) приблизительно соответствует 12 уровням классификатора структур, который построен согласно их принадлежности к соответствующему отделу тела, органу отдела, скелетному образованию органа и так далее (Медведев, 2001a).

Морфогенетические процессы в отдельных компартментах в значительной мере автономны. Это обуславливает неравномерность темпов эволюции различных органов и структур, мозаичный характер распределения сходных состояний признаков у близких таксонов и, соответственно, удивительное морфологическое, видовое и таксономическое разнообразие насекомых (Медведев, 1998а, 2008).

Закономерности морфогенеза находятся в процессе активного изучения (Дондуа, 2018). Очевидно, что трехмерные скелетные структуры формируются не только на основе геномных сетей, объединяющих сотни структурных и регуляторных генов, но и на основе эпигенетических факторов. На единой гомологичной основе у блох формируется значительное число гомоплазий, т.е. признаков, наименее информативных с точки зрения задач таксономии (Медведев, 2018). Среди таковых можно указать признаки типа «наличие/отсутствие» и «степень развития», которые определяются различной активностью отдельного(ых) гена(ов)-регулятора(ов). Мутации таких генов обуславливают возникновение сходных состояний признаков у филогенетически удаленных групп. Такие состояния указывают на сильное или слабое развитие определенного органа – вплоть до полного исчезновения, как, например, редукция второго семяприемника. Целью же морфологического анализа является установление филетических КП – особенности строения, которые устойчиво скоррелированы вследствие уникального эволюционного события. В широком смысле филетические КП можно рассматривать как результат обретения нового качества вследствие возникновения или значительной перестройки блока генов, или новой связи между несколькими подпрограммами развития.

Подводя итог анализа морфологических основ трех классификаций семейств, следует отметить следующее. Их авторы располагали различной полнотой данных не столько о таксономическом разнообразии блох, сколько о вариабельности гомологичных структур. Классификации КБМ и Ф. Смита строились в основном на признаках строения дорсальной и боковой (плевральной) частей стенок тела имаго. При этом указывались преимущественно признаки типа «наличие/отсутствие» лобного зубчика и межусиковой бороздки, сквамулума, ктенидиев и зубчиков, дополнительных рядов хетомы нотумов груди и тергитов брюшка. Среди признаков отмечались такие, как степень развития усиковых ямок, цельность нижнего края пронотума, раздвоенность вершины мезоплеврального тяжа, степень развития боковых лопастей 8-го тергита, особенности формы тела половой клешни и мест прикрепления гипотендона. В классификации С.Г. Медведева учитывались особенности этих же структур, но в контексте более полных данных об их строении и вариабельности в пределах отряда. Кроме того, в этой классификации впервые использованы признаки строения эндоскелета – фрагм и стернитов средне и заднегрудного сегментов, а также стернитов, включая их аподемы. Кроме того, в этой классификации впервые учтены внутреннее строение половой клешни и чрезвычайно разнообразные признаки строения эдеагуса – его каркаса, якорных склеритов и склеритов внутреннего протока. Были также впервые использованы признаки хетомы плевральной части груди и внутренних каналов зубцов ктенидиев.

Таким образом, сравниваемые классификации семейств отряда Siphonaptera основывались на приблизительно одинаковом количестве признаков, использованных для установления таксонов ранга семейства и подсемейства. Однако круг скелетных структур, использованных авторами для обоснования классификаций семейств и надсемейств, различен.

Уточнение данных о разнообразии строения гомологичных структур, привлечение дополнительных признаков, в частности особенностей строения эндоскелета, обусловило объединение групп надсемейств в инфраотряды. Дальнейшее развитие классификации блох будет направлено на установление филетических КП. Основу для этого составят полные ряды варибельности всех гомологичных органов и их структур с учетом их принадлежности как к одному из морфогенетических компартментов, так и морфофункциональной системе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20), согласно задачам темы «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. регистрационный номер 122031100263-1) Министерства науки и высшего образования.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дондуа А.К. 2018. Биология развития: учебник. 2-е издание, исправленное и дополненное. СПб., Издательство Санкт-Петербургского университета, 812 с. [Dondua A.K. 2018. Developmental biology: textbook. 2nd edition corrected and supplemented. St. Petersburg, St. Petersburg University Publishing House, 812 p.]
- Медведев С.Г. 1988. Строение головной капсулы блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение 67 (3): 496–509. [Medvedev S.G. 1989. Structure of head capsule in fleas (Siphonaptera). I. Entomological Review 68 (4): 1–18.]
- Медведев С.Г. 1991. Строение груди блох (Siphonaptera). III. Энтомологическое обозрение 70 (4): 774–784. [Medvedev S.G. 1992. The structure of the thorax in fleas (Siphonaptera). III. Entomological Review 71 (1): 19–34.]
- Медведев С.Г. 1994. Морфологические основы классификации отряда блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение 73 (1): 22–43. [Medvedev S.G. 1995. Morphological basis of the classification of fleas (Siphonaptera). Entomological Review 73 (9): 30–51.]
- Медведев С.Г. 1997а. Паразито-хозяйинные связи семейств блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение 76 (2): 318–336. [Medvedev S.G. 1997а. Host-parasite relations in fleas (Siphonaptera). I. Entomological Review 77 (2): 318–337.]
- Медведев С.Г. 1997б. Паразито-хозяйинные связи семейств блох (Siphonaptera). II. Энтомологическое обозрение 76 (4): 755–769. [Medvedev S.G. 1997b. Host-parasite relations in fleas (Siphonaptera). II. Entomological Review 77 (4): 511–521.]
- Медведев С.Г. 1998а. Классификация отряда блох (Siphonaptera) и ее теоретические предпосылки. Энтомологическое обозрение 77 (4): 916–934. [Medvedev S.G. 1998а. Classification of fleas (order Siphonaptera) and its theoretical foundations. Entomological Review 78 (9): 75–89.]

- Медведев С.Г. 1998б. Фауна и паразито-хозяйинные связи блох (Siphonaptera) Палеарктики. Энтомологическое обозрение 77 (2): 295–314. [Medvedev S.G. 1998b. Fauna and host-parasite relations of fleas (Siphonaptera) in the Palaearctic. Entomological Review 78 (3): 292–308.]
- Медведев С.Г. 2000а. Фауна и паразито-хозяйинные связи блох (Siphonaptera) различных зоогеографических областей мира. I. Энтомологическое обозрение 79 (2): 341–374. [Medvedev S.G. 2000a. Fauna and host-parasite associations of fleas (Siphonaptera) in different zoogeographical regions of the world: I. Entomological Review 80 (4): 409–435.]
- Медведев С.Г. 2000б. Фауна и паразито-хозяйинные связи блох (Siphonaptera) различных зоогеографических областей мира. II. Энтомологическое обозрение 79 (4): 812–830. [Medvedev S.G. 2000b. Fauna and host-parasite associations of fleas (Siphonaptera) in different zoogeographical regions of the world: II. Entomological Review 80 (6): 640–655.]
- Медведев С.Г. 2001а. Опыт создания компьютерной базы данных по морфологии блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение 80 (2): 527–539. [Medvedev S.G. 2001a. An attempt of create a database of the morphology of fleas (Siphonaptera). Entomological Review 81 (5): 511–519.]
- Медведев С.Г. 2001б. Особенности строения головных ктенидиев блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение 80 (4): 797–818. [Medvedev S.G. 2001b. On the Structure of Cephalic Ctenidia in Fleas (Siphonaptera). Entomological Review 81 (9): 1117–1135.]
- Медведев С.Г. 2002. Особенности распространения и паразито-хозяйинных связей блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение 81 (3): 737–753. [Medvedev S.G. 2002. Specific features of the distribution and host associations of fleas (Siphonaptera). Entomological Review 82 (9): 1165–1177.]
- Медведев С.Г. 2003. Морфологические адаптации блох к паразитизму. I. Энтомологическое обозрение 82 (1): 40–62. [Medvedev S.G. 2003. Morphological adaptations of fleas (Siphonaptera) to parasitism: I. Entomological Review 83 (9): 1059–1080.]
- Медведев С.Г. 2008. Классификации семейств блох (Siphonaptera). I. Сем. Hystrichopsyllidae (четвертая часть). Энтомологическое обозрение 87 (3): 668–691. [Medvedev S.G. 2008. Classification of the flea families (Siphonaptera): II. Family Hystrichopsyllidae (Part 4). Entomological Review 88 (7): 838–857.]
- Медведев С.Г. 2017. Адаптации блох (Siphonaptera) к паразитизму. Паразитология 51 (4) 1–12. [Medvedev S.G. 2017. Adaptations of fleas (Siphonaptera) to parasitism. Entomological Review 97 (8): 273–284.]
- Медведев С.Г. 2018. Морфологическое разнообразие скелетных структур и проблемы классификации блох (Siphonaptera). Часть 6. Энтомологическое обозрение 97 (1): 16–31. [Medvedev S.G. 2018. Morphological diversity of the skeletal structures of fleas (Siphonaptera). Part 6. Entomological Review 98 (1): 10–20.]
- Медведев С.Г. 2023. Морфотипы блох (Insecta, Siphonaptera). Паразитология 57 (3): 199–227. [Medvedev S.G. 2023. Flea morphotypes (Insecta, Siphonaptera). Parazitologia 57 (3): 199–227.]
- Робертис Э.М., Оливер Г., Райт К. В.Е. 1990. Гомеозисные гены и план строения тела у позвоночных животных. В мире науки 9: 16–23. [Robertis E.M., Oliver G., Wright K. V.E. 1990. Homeotic genes and body plan in vertebrates. Science World 9: 16–23. (in Russian).]
- Garcia-Bellido A., Lawrence P.A., Morata A. 1979. Compartments in animal development. Scientific American 241 (1): 90–98.
- Hennig W. 1981. Insect Phylogeny. Chichester, New York, Brisbane, Toronto, John Wiley & Sons, 514 pp.
- Hopkins G.H.E. 1958. Order-group and family-group names for the fleas. Annals and Magazine of Natural History 13 (1 (7)): 479–487.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1953. An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum. V. 1. London, Trustees of the British Museum, XV + 361 pp.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1956. An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum. V. 2. London, Trustees of the British Museum, XI + 445 pp. + 32 Pls.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1962. An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum. V. 3. London, Trustees of the British Museum, VIII + 560 pp. + 10 Pls.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1966. An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum. V. 4. London, Trustees of the British Museum, VIII + 550 pp. + 12 Pls.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1971. An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum. V. 5. London, Trustees of the British Museum, VIII + 530 pp. + 30 Pls.
- Johnson P.T. 1957. A classification of the Siphonaptera of South America, with descriptions of new species. Memoirs of the Entomological Society of Washington 5: 1–299.

- Jordan K. 1947. On some phylogenetic problems within the order of Siphonaptera. *Tijdschrift voor entomologie* 88: 79–93.
- Mardon D.K. 1981. An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). V. 6 – Pygiopsyllidae. London, Trustees of the British Museum (Natural History), 298 pp.
- Smit F.G.A.M. 1982. Siphonaptera. In: S. P. Parker. *Synopsis and Classification of Living Organisms*. V. 2. New York, McGraw-Hill, 557–563.
- Smit F.G.A.M. 1987. An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History): with Keys and Short Descriptions for the Identification of Families, Genera, Species and Subspecies. London, Trustees of the British Museum, 388 pp.
- Traub R.E., Rothschild M., Haddow J.F. 1983. *The Ceratophyllidae: Key to the Genera and Host Relationships, with Notes on Their Evolution, Zoogeography and Medical Importance*. London, Cambridge University Press, XV + 288 pp.
- Whiting M.F., Whiting A.S., Hastriter M., Dittmar K. 2008. A molecular phylogeny of fleas (Insecta: Siphonaptera) and host associations. *Cladistics* 24: 1–31.
- Zhu Q., Hastriter M.W., Whiting M.F., Dittmar K. 2015. Molecular phylogenetics and evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 90: 129–139.

MORPHOLOGICAL BASIS OF THE THREE CLASSIFICATIONS OF THE ORDER OF FLEAS (INSECTA, SIPHONAPTERA)

S. G. Medvedev

Keywords: fleas, Siphonaptera, classifications, morphology, features and states

Morphological basis and the reasons of differences between three classifications of the order of fleas (Siphonaptera), proposed in the second half of the 20th century, are analyzed.

ХРОНИКА

**VII СЪЕЗД ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА:
ИТОГИ И АКТУАЛЬНЫЕ ЗАДАЧИ
(ПЕТРОЗАВОДСК, 16–20 ОКТЯБРЯ 2023 Г.)**

VII Congress of the Society of parasitologists: current results and challenges
(16–20 October, 2023. Petrozavodsk)

© 2024 г. **Е. П. Иешко, С. В. Бугмырин,
Е. М. Матвеева, Г. А. Яковлева***

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия
*e-mail: galina_il87@mail.ru

Поступила в редакцию 10.11.2023 г.

После доработки 23.01.2024 г.

Принята к публикации 29.01.2024 г.

В период с 16 по 20 октября 2023 г. в Петрозаводске на базе Карельского научного центра РАН состоялась Всероссийская конференция с международным участием «VII Съезд Паразитологического общества: Итоги и актуальные задачи». Тематика исследований охватывала широкий круг вопросов фундаментальной и прикладной паразитологии. В конференции приняли участие более 200 участников из различных регионов России, а также из Белоруссии, Вьетнама и Азербайджана. Работа съезда проходила в рамках пленарных и секционных заседаний по направлениям: экология и эволюция паразитов; паразитарные последствия глобальных изменений климата; морфофункциональные, молекулярные и биохимические аспекты паразито-хозяйственных отношений; иммунный ответ при паразитарных инфекциях; биологические основы медицинской и ветеринарной паразитологии; паразиты растений, членистоногих, рыб, млекопитающих и птиц. Широко освещались достижения членов Общества в различных областях теоретической и прикладной паразитологии, было показано широкое внедрение современных методов исследований в систематике, экологии и эволюции паразитов животных и растений. Существенное внимание уделялось и анализу паразито-хозяйственных отношений, включая их молекулярные аспекты, а также структуре и динамике формируемых паразитами популяций и сообществ.

Ключевые слова: паразитология, жизненные циклы, молекулярная филогенетика, эпизоотии, микроспоридии, гельминты, съезд, Петрозаводск

DOI: 10.31857/S0031184724020066; **EDN:** YKRLWD

Участников съезда приветствовали заместитель директора по научной работе Института биологии КарНЦ РАН Н.М. Казнина, президент Паразитологического общества (ПО) К.В. Галактионов, вице-президент ПО, руководитель организационного комитета съезда Е.П. Иешко.

На пленарном заседании съезда Е.П. Иешко представил доклад об основных этапах развития школы экологической паразитологии в Карелии. С тематическими докладами выступили К.В. Галактионов, Н.М. Бисерова, А.Ю. Рысс, И.А. Кутырев, Н.С. Мюге, М.Ю. Пахарукова, В.П. Никишин, Е.А. Черникова, С.Г. Медведев,

В.В. Долгих, Б.В. Ромашов, Г.Л. Атаев, М.В. Орлова, Е.Н. Кашинская, Е.Е. Прохорова. Представленные доклады охватывали широкий круг вопросов, куда входили: эволюция паразитарных систем ствольных фитонематод; современные данные по фауне блох (Insecta, Siphonaptera) Северо-Запада России и Фенноскандии; экологические аспекты реализации жизненных циклов трематод в морях севера Голарктики; о новых находках в морфологии скребней и их взаимоотношениях с хозяевами – старые вопросы, новые ответы, открытия, интерпретации; а также частные вопросы – роль моллюсков *Succinea putris* в поддержании жизненного цикла трематод *Leucochloridium paradoxum*. Были рассмотрены различные аспекты паразито-хозяинных отношений: нейросекреторные механизмы манипулирования хозяином у цестод-паразитов рыб; молекулярные и клеточные основы взаимоотношений паразитов и иммунной системы их хозяев; фундаментальные основы и поиск природных иммунорегуляторов для ветеринарии и медицины. На ряде примеров рассмотрены вопросы взаимоотношения «паразит – хозяин»: микробиота, трематоды семейства Opisthorchiidae и млекопитающие; методы исследования ассоциированной микробиоты различных систематических групп паразитов рыб, иммунные реакции лёгочных моллюсков на трематодную инвазию.

Проблемам изучения биологических инвазий был посвящен доклад об устойчивости генетической структуры паразитов, вызывающих эпизоотию в условиях интродукции, на примере *Gyrodactylus salaris* и атлантического лосося *Salmo salar*. Молекулярные стратегии борьбы с микроспоридиями *Nosema bombycis* и *Vairimorpha ceranae*, внутриклеточными паразитами шелковичного червя и медоносной пчелы, вопросы описторхоза рассмотрены в докладе об особенностях инвазирования карповых рыб метацеркариями описторхид (Opisthorchiidae) в бассейне Верхнего Дона. Актуальной теме последних лет был посвящен доклад «По следам Covid-19: рукокрылые, их паразиты, инфекции и перспективы новой эпидемии», а также были представлены сведения о национальной политике контроля паразитарной безопасности в Российской Федерации: современное состояние и аспекты развития.

На заседании секции «Паразиты растений» (**председатели А.Ю. Рысс, Е.М. Матвеева, М.В. Приданников**) были представлены доклады, раскрывающие результаты теоретических, экспериментальных и полевых исследований. В двух докладах (Г.С. Щитков и В.Д. Ганкевич) проанализированы фундаментальные вопросы эволюции фитопаразитов и условия, способствующие переходу к паразитическому образу жизни, и представлены новые данные о разнообразии митохондриальных геномов фитопаразитических арахнид.

Большой интерес у практиков сельского хозяйства вызвал доклад М.В. Приданникова, посвященный задачам прикладной нематологии в промышленном растениеводстве. В ходе дискуссии было высказано предложение указать в резолюции съезда о необходимости организации курсов для фермеров с целью обучения элементарным правилам выращивания посадочного материала сельскохозяйственных культур. В докладах, посвященных фитосанитарному состоянию сельскохозяйственных земель (А.Д. Петрова, О.В. Синкевич, Р.В. Хусаинов, А.И. Ганюкова), подчеркивалась необходимость проведения мониторинга с целью предотвращения эпифитотии вредителей.

Большинство докладов было посвящено экспериментальным исследованиям по тестированию химических соединений, растительных экстрактов, изолятов аборигенных грибов на наличие нематодной активности (А.Н. Конрат, Е.С. Старостина; С.Н. Нековаль, А.К. Чурикова), по сортоиспытанию картофеля и томата на устойчивость к фитонематодам (С.Н. Лычагина и А.К. Чурикова). На основе уникальной коллекции томатов Краснодарского края представлены результаты скрининга мутантных форм томата на устойчивость к мелойдогнотозу. Исследования проводятся в рамках разработки новых средств и технологий для ведения экологизированного и ресурсосберегающего сельского хозяйства.

В двух докладах (А.А. Сущук и А.В. Кондаков) представлены результаты экологических исследований по изучению сообществ почвенных нематод и роли комплекса фитопаразитов в почве биоценозов с древесными интродуцентами; по микофлоре хвой сеянцев и идентификации фитопатогенных грибов в лесных питомниках Архангельской области.

На секциях «Экологическая и эволюционная паразитология» и «Паразиты водных животных, аквакультура» (**председатель В.В. Прокофьев**), было представлено 11 устных докладов, которые охватывали различные стороны паразитизма: фауна паразитов, мониторинговые исследования, вопросы систематики, а также взаимоотношения «паразит–хозяин». Вопросы изучения паразитофауны были представлены на примере диких жвачных животных (И.И. Цепилова, С.А. Шемякова), желтом и крапчатом сусликах (О.Е. Давыдова с соавторами) и различных видах рыб (Л.М. Коколова с коллегами, Ю.К. Чугунова, Е.Л. Воропаева). Среди выступлений можно выделить сообщение Ю.М. Корнийчук о значительном снижении видового разнообразия трематод у рыб Крымского побережья Чёрного моря. На сегодняшний день фауна трематод рыб снизилась почти вдвое: с 89 до 47 видов. Новые виды практически не регистрируются, а тенденция к снижению трематодофауны сохраняется. Предполагается, что причины такого явления связаны с изменением миграционных нерестовых путей рыб.

Особый интерес вызвало сообщение М.К. Серебряковой и А.С. Токмаковой, связанное с изучением гемопоэза у беспозвоночных. На примере изучения системы моллюск–трематоды (*Planorbarius corneus–Plagiorchis multiglandularis*) показано, что всё морфологическое и функциональное разнообразие гемоцитов моллюска-хозяина обеспечивается одной линией дифференцировки клеток гемолимфы. Очень тепло было принято эмоциональное выступление Л.М. Коколовой – коллеги из Якутии впервые участвовали в работе съезда Паразитологического общества.

В рамках секции «Паразиты водных животных, аквакультура» (**председатели В.Н. Воронин, Г.Л. Атаев**) большинство докладов было посвящено паразитам рыб и моллюсков. Приведены результаты исследований как по общей паразитофауне рыб (дальневосточные морские рыбы, колюшка, сиви), так и по паразитофауне отдельных систематических групп, включающих ракообразных, моногеней и миксоспорей. Доклады по паразитам моллюсков были в основном посвящены рассмотрению фауны и отношениям партенит и метациркарий дигеней с их хозяевами. Особый интерес вызвал доклад «Заражённость морских рыб Дальнего Востока гельминтами – результаты океанических съёмок» (И.И. Гордеев, С.Г. Соколов), основанный на большом

фактическом материале. А также два взаимосвязанных доклада, которые были подготовлены большим коллективом авторов и были посвящены изучению заражённости моллюсков трематодами с применением молекулярно-генетических методов. Многие из представленных докладов традиционно посвящены изучению паразитофауны, где видовая идентификация основана не только на морфологических, но и молекулярно-генетических признаках. Хорошим примером преимущества комплексного анализа вида стало выступление коллектива исследователей об изменчивости трематоды *Microphallus pseudopygmaeus* (А.И. Соколова, А.Г. Гончар, К.В. Галактионов).

К сожалению, результаты генотипирования в ряде работ рассматривались без учета морфологии изучаемых видов. На проведение анализа материала большого объема были затрачены значительные средства, но вследствие полного игнорирования авторами морфологических признаков, представленные ими результаты малоинформативны, так как выявленные нуклеотидные последовательности зачастую «не привязаны» к конкретным видам. На этом фоне более выигрышными были исследования паразитофауны К.В. Поляевой, а также И.И. Гордеева и С.Г. Соколова, результаты которых были получены традиционными методами. В качестве хорошо продуманных и выполненных на высоком методическом уровне следует отметить доклады А.О. Свирина о тератоморфах амфибий, вызываемых метацеркариями стригеид, а также доклады А.И. Соловьевой с соавторами об экспрессии мобильных элементов генома в жизненном цикле фасциол.

На заседании секции «Взаимоотношения «паразит – хозяин»: молекулярные и биохимические аспекты» (председатели **М.Ю. Пахарукова, В.В. Долгих**) были представлены разнообразные доклады. Следует особо отметить выступления, которые были посвящены функциональной геномике трематоды кошачьей двуустки *Opisthorchis felineus* и в которых были представлены новая версия генома, состав и свойства внеклеточных везикул трематоды и данные по сравнительной транскриптомике ответа хозяина млекопитающего на заражение сразу тремя видами описторхид (докладчики Е.А. Лишай, Д.В. Пономарев, Д.Е. Маслов). Рассмотрены особенности метаболизма и транскриптомного ответа хозяина (моллюсков *Littorina*) на заражение трематодами *Microphallus* spp. (Е.А. Репкин и коллектив авторов). На примере инфекций непарного шелкопряда было показано, как типичная вирусная моноинфекция на самом деле может представлять собой смесь патогенов (С.В. Павлушин в соавторстве). Также были представлены данные о влиянии *Wolbachia* на уровень дофамина и активность фенолоксидаз у хозяина *Habrobracon hebetor* (Н.А. Крюкова, Е.А. Черткова, А.А. Алексеев, А. Лобанова) и результаты масс-спектрометрии основных действующих компонентов энтомопатогенных грибов *Lecanicillium* (Г.В. Митина, М.А. Черепанова, А.А. Чоглокова, Е.А. Степаньчева). Формат проведения секции и обсуждение докладов в форме дебатов позволили каждому проявить свою позицию, логическую компетенцию и стремление к обсуждению новых передовых исследований.

На секциях «Паразиты наземных членистоногих» и «Иммунный ответ при паразитарных инфекциях» (председатели **Ю.С. Токарев, В.Ю. Крюков**) были представлены доклады, охватывающие разные группы паразитов и симбионтов у модельных и хозяйственно-значимых видов хозяев. Значительная часть докладов посвящена

внутриклеточным паразитам – микроспоридиям, включая разнообразие и распространённость, особенности взаимоотношений с членистоногими, массовое культивирование. Несколько докладов были посвящены *Wolbachia* – одной из самых распространённых бактерий в природе, рассмотрены вопросы молекулярной филогении и влиянию паразита на развитие насекомых (Ю.М. Малыш, С.М. Малыш, О.В. Трапезникова, Н.А. Белякова, Ю.С. Токарев; Ю.Ю. Илинский, Р.А. Быков). Были представлены работы, сфокусированные на патогенах и симбиотических бактериях колорадского жука (В.Ю. Крюков в соавторстве), новых механизмах иммунного ответа фитофага к патогенам (Х.П. Толоконникова с коллективом авторов). Представлены данные о новых вирусах сибирского шелкопряда, их биологических особенностях и способах обнаружения (В.В. Мартемьянов в соавторстве). Показаны механизмы генетической трансформации энтомопатогенных микроорганизмов, направленной на повышение их вирулентности, смены сообществ симбионтных микроорганизмов насекомых под действием антибиотиков в связи с устойчивостью к патогенам. Показаны физиологические изменения энтомопаразитических грибов при их селекции на растениях или насекомых, рассмотрены особенности филогении и жизненного цикла трипаносоматид сетчатокрылых насекомых. В целом, секция объединила исследователей различных направлений: микробиологов, молекулярных биологов, вирусологов, сельскохозяйственных и лесных энтомологов, что позволило организовать активную дискуссию, предложить новые идеи и найти новые пути сотрудничества между научными группами.

На заседании секции «Морфофункциональные аспекты паразитизма» (**председатели Н.М. Бисерова, В.П. Никишин**) большая часть докладов была посвящена тонкой морфологии личиночных стадий трематод. Два доклада были сфокусированы на проблеме изучения ультраструктурной организации личинок цестод (Н.А. Поспехова, И.А. Колесников и Н.М. Бисерова), и по одному докладу было посвящено корнегловым ракам (Н.А. Арбузова с соавторами), моллюскам (докладчики З.И. Старунова, С.В. Щенков, А.С. Токмакова) и микроспоридиям (Д.С. Киреева с соавторами). Все доклады в рамках секции были содержательными и отражали современные мало изученные проблемы морфофункциональной организации паразитов на примере представителей разных таксонов. Новые морфофункциональные особенности организации трематод были представлены в докладе, посвященном строению и формированию цистофорных церкарий (О.А. Скобкина с соавторами).

Секция «Экологическая и эволюционная паразитология» (**председатели О.Н. Жиглева, Б.В. Ромашов**) была одной из самых многочисленных и разнообразной по докладам. География проведенных исследований обширна – от побережья Белого моря, европейской части России до Сибири и Дальнего Востока, а также ряда зарубежных территорий (Монголии, Вьетнама). Охват таксономических групп паразитов также был широким. Объекты исследований – моногенеи, цестоды, гемоспоридии, микроспоридии, но большая часть докладов была посвящена биологии трематод. Так, были представлены оригинальные данные о роли расселительных стадий трематод в питании пресноводных беспозвоночных; данные о генетическом разнообразии родов *Diplostomum*, *Leucochloridium*, *Echinohasmus* (докладчики Д.И. Лебедева, К.А. Калинина, Р.Р. Усманова, Г.В. Изотова); анализ сложных жизненных циклов и их

эволюционного становления для р. *Podocotyle* и сем. Brachycladiidae (Д.Ю. Крупенко, Г.А. Кремнев, Санкт-Петербургский государственный университет). Также заслуживали внимания исследования по оценке влияния заражения трематодами р. *Diplostomum* на поведение мальмы. Полученные данные ставят под сомнение ранее выявленную гипотезу о том, что *D. pseudospathaceum* меняет поведение хозяев, ухудшая их зрение. Появляется иной механизм манипуляции поведением хозяина (М.В. Гопко в соавторстве).

Были рассмотрены результаты исследований по влиянию климатических условий на состав сообществ и динамику популяций паразитов на примере гельминтов млекопитающих Воронежского заповедника (Н.Б. Ромашова, Б.В. Ромашов), а также трематод моллюсков литорали Белого моря (И.А. Левакин в соавторстве). Показана роль антропогенного фактора в распространении инвазивных видов на примере цестоды *Nippotaenia mogurndae* – паразита ротана (О.Н. Жигилева с коллегами). Эволюционная тематика на секции была представлена докладами по таксономии и филогении моногеней р. *Ligophorus* (Е.В. Дмитриева в соавторстве), ряда групп трематод, розеллид и микроспоридий, как с использованием традиционных методов, так и молекулярно-генетических методов в рамках метагеномного и филогеномного подходов (Е.С. Насонова).

Следует отметить ряд докладов, которые были подготовлены молодыми учеными. Среди них особенно представительными были группы из Владивостока (Институт мирового океана и Дальневосточный федеральный университет), Санкт-Петербурга (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербургский государственный университет, Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена), Севастополя (Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН), Новосибирска (Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирский государственный университет).

В докладах на секции «Современные концепции общей паразитологии», «Паразитарные последствия глобальных изменений климата» и «Экологическая и эволюционная паразитология» (**председатель Е.П. Иешко**) рассмотрены новые морфологические и молекулярные данные для нескольких видов Notocotylidae (А.В. Израильская, Ю.В. Татонова), а также данные о видовой идентификации представителей рода *Metorchis* (Д.А. Солодовник). Были рассмотрены возможности использования сканирующей электронной микроскопии для поиска дифференцирующих признаков трематод *Metagonimus* (П.Г. Шуменко, Ю.В. Татонова). Большой интерес вызвали пионерные данные о полном митохондриальном геноме аспидогастрей – своеобразной группы неодермат, морфологически близкой к дигенеям (Д.М. Атопкин в соавторстве). Филогенетический анализ, основанный на метагеномных данных, поддерживает сестринскую связь этой группы паразитов с дигенеями. Однако таксономическая интерпретация этой связи не столь однозначна, как в действующей системе Neodermata. На секции были рассмотрены молекулярно-филогенетические доказательства принадлежности р. *Lecithodollfusia* к сем. Pleurogenidae (С.А. Власенков). Дополнительным результатом исследования стала реорганизация сем. Pleurogenidae с переводом в него р. *Collyrichum* и ликвидацией сем. Collyriclidae. Вопросы систематики паразитов рыб были рассмот-

рены в докладе, посвященном молекулярно-филогенетическим доказательствам валидности ряда таксонов родового уровня в пределах сем. Naplororidae (А.Ю. Белодед, Д.М. Атопкин), а также роли кефалевых рыб в эволюции трематод данного семейства. Был представлен доклад, в котором обсуждались вопросы о первых промежуточных хозяевах трематод и их влиянии на микроэволюционные процессы внутри популяций паразитов. Последствие изменения климата и антропогенной трансформации природных комплексов было рассмотрено на примере заражения моллюсков битинид партенидами трематод двух семейств (Notocotylidae и Opisthorchiidae) (Е.А. Сербина); была предложена модель годовой эмиссии церкарий по результатам проведенного эксперимента (И.А. Левакин с коллегами). Тема моногеней была представлена единственным докладом, касающимся морфологической и генетической характеристики *Gyrodactylus flesi* и *Gyrodactylus* sp. от камбалы *Platichthys flesus* из морей Европы (Д.А. Прохорова с коллегами). К сожалению, на съезде были чрезвычайно редкими фаунистические исследования. В этой связи, следует отметить доклад об особенностях и видовом составе гельминтофауны лысухи (*Fulica atra*), гнездящейся на северной границе ее ареала (Г.А. Яковлева в соавторстве).

Секции «Биологические основы медицинской и ветеринарной паразитологии» (председатели **Н.С. Мальшева, Е.Н. Богданова**) и «Эктопаразиты и переносчики» (председатели **С.Г. Медведев, С.В. Бугмырин**) конференции включали доклады, охватывающие различные вопросы биологии и экологии переносчиков и эктопаразитов млекопитающих и птиц. Открыл сессию обобщающий доклад, касающийся проблемы синантропизации членистоногих и влиянию этих процессов на их эпидемиологическое значение (Е.Н. Богданова, Институт дезинфектологии ФБУН ФНЦГ им. Ф.Ф. Эрисмана). Были представлены результаты исследований, посвященных биологии иксодовых клещей *Ixodes persulcatus* и *I. ricinus* (сем. Ixodidae), имеющих первостепенное медицинское значение. Рассмотрены вопросы состояния и динамики ареалов иксодовых клещей, обсуждены факторы, определяющие северную границу их распространения (Е.П. Самойлова с коллегами; С.В. Бугмырин, Л.А. Беспятова). Показаны межпопуляционные различия *I. persulcatus* по чувствительности к репелленту ДЭТА и способности поддерживать репродукцию вируса клещевого энцефалита (ВКЭ) (А.Е. Полиенко в соавторстве). Представлены интересные результаты изучения гибридов *I. persulcatus* и *I. ricinus*. Сравнительный анализ гибридов и родительских видов клещей подтвердил эффективность передачи ВКЭ от зараженных мышей личинкам и нимфам, а также эффективность трансфазовой передачи вируса у гибридных особей (О.А. Белова с коллегами). Доклады по кровососущим двукрылым (Diptera: Simuliidae, Tabanidae, Ciliidae) были посвящены анализу региональной фауны различных систематических групп (И.А. Будаева в соавторстве; А.В. Халин с коллегами.) и роли этой группы переносчиков в распространении возбудителей болезней (О.А. Федорова в соавторстве). Показана встречаемость перепончатокрылых – паразитов преимагинальных фаз развития слепней (В.В. Агасой). Стоит отметить доклады, посвященные эктопаразитам рукокрылых, специфичной и актуальной в последние годы группе млекопитающих (А.Л. Висконтене; В.В. Петрова в соавторстве; А.В. Павлов, Ю.А. Быков). В то же время, по одной из концептуальных для экологической паразитологии групп животным –

мелким млекопитающим – был сделан единственной доклад, в котором были обобщены данные многолетних исследований блох мелких млекопитающих Карелии (Н.А. Кочерова с коллегами). В заключение вице-президент Паразитологического общества С.Г. Медведев проинформировал о работе секции медицинской энтомологии в рамках XVI Съезда энтомологического общества, состоявшегося в МГУ в 2022 г. и других отечественных конференциях по этой тематике.

В работе секции «Биологические основы медицинской и ветеринарной паразитологии» приняли участие как признанные ученые, занимающиеся проблемами паразитологии давно, так и молодые специалисты. Были представлены доклады, которые обобщали не только материалы по проблемам, но и задали вектор перспективным направлениям на современном этапе для обеспечения биологической безопасности (Л.М. Кокколова, Е.Н. Богданова, Н.С. Малышева, Т.А. Васильева). Использование современных методов исследования при изучении паразитов в своих докладах продемонстрировали молодые ученые А.В. Ковнер и О.Н. Запарина. Доклады хорошо иллюстрированы, однако, ответы выступающих на вопросы оставили противоречивые чувства. Молодые коллеги, увлекшись частными проблемами трематод, к сожалению, не обратили внимания на то, что было сделано до них, как в экспериментальном моделировании паразитозов в биологии и медицине, так и в изучении иммунитета при паразитозах.

В рамках съезда была организована и проведена стендовая сессия, на которой были представлены результаты 27 исследовательских работ по научным направлениям работы конференции.

В целом, заседания VII Съезда Паразитологического общества показали высокую значимость и необходимость подобного обсуждения актуальных вопросов паразитологии, включающего все направления этой увлекательной науки.

Организационный комитет выражает искреннюю признательность участникам за активное участие в работе съезда и надеется, что атмосфера живого общения будет содействовать дальнейшему укреплению научного сотрудничества и послужит стимулом для новых идей и научных открытий.

Представленный обзор работы VII Съезда был подготовлен по материалам кратких отчетов председателей секционных заседаний, за что авторы выражают им глубокую благодарность. С материалами по работе съезда можно ознакомиться на сайте: <http://www.krc.karelia.ru/event.php?id=380&plang=r>. Сборник трудов конференции находится в свободном доступе на сайте: http://resources.krc.karelia.ru/ib/doc/conference/vii_cyezdz_po_a_08112023.pdf.