

УДК 599.323:591.619(292.471)

ИТОГИ ТРИДЦАТИЛЕТНЕГО ИЗУЧЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КРЫМА ЧАСТЬ 3. ПАРАЗИТОФАУНА И ЭПИЗООТОЛОГИЯ

И. Л. Евстафьев

*Крымская республиканская санитарно-эпидемиологическая станция (Симферополь)
E-mail: e-igo@ukr.net*

Results of a 30-years-long investigation of small mammals in Crimea. Part 3. Parasites and epizootiology. — **Evstafiev, I. L.** — Presented here are the results of a 30-years-long investigation of parasites of small mammals in the territory of the Crimean Peninsula including data on species ranges (presented as maps indicating trapping localities of species), as well as the analysis of ectoparasite assemblages of Micromammalia in different natural zones of the peninsula. During research period, from 5448 individuals of small mammals 7710 ectoparasites were combed off (mainly fleas, gamasoid mites, and ticks). In addition, more than 300,000 nymphs and imagoes of ticks were removed and collected from different animals. For the research period, 16 species of ticks (Ixodidae), more than 25 species of gamasid mites (Gamasidae), and 15 species of fleas (Aphaniptera) have been revealed in the composition of the ectoparasite fauna of small mammals. It has been established that small mammals and their ectoparasites are part of many zoonotic infections (tularemia, tick-borne encephalitis, Lyme disease, HFRS, etc.) in Crimea.

Key words: fauna, ectoparasites, small mammals, ticks, gamasid mites, fleas, Crimea.

Підсумки тридцятирічного вивчення дрібних ссавців Криму. Частина 3. Паразитофауна та епізоотологія. — **Євстаф'єв, І. Л.** — Наведено підсумкові дані за тридцятирічний період вивчення паразитофауни дрібних ссавців на території Кримського півострова, що включають дані по видових ареалах (приведені у вигляді карт з нанесеними точками вилову особин даного виду) і аналіз ектопаразитарних комплексів з участю дрібних ссавців у різних природних зонах півострова. За період вивчення із 5448 особин дрібних ссавців очесано 7710 особин ектопаразитів (в основному бліх, гамазових та іксодових кліщів), а також зібрано в природі та знято з різних тварин біля 300 тис. німф та імаго іксодових кліщів. За звітний період у складі ектопаразитофауни дрібних ссавців Micromammalia намі відмічено 16 видів іксодових кліщів (Ixodidae), понад 25 видів гамазових кліщів (Gamasidae) та 15 видів бліх (Aphaniptera). Встановлено, що на території Криму дрібні ссавці та їх ектопаразити є членами багатьох природно-осередкових інфекцій — туляремії, кліщового енцефаліту, кліщового бореліозу, ГЛНС та інших.

Ключові слова: фауна, ектопаразити, дрібні ссавці, іксодові кліщі, гамазові кліщі, блохи, Крим.

Введение

В основе сосуществования в природных экосистемах мелких млекопитающих с другими живыми организмами лежит симбиогенез, представляющий собой комплекс различных типов взаимоотношений между особями различных видов, таких как хищничество, паразитизм и симбиоз во всем разнообразии их проявления (Рубцов, 1985). Поэтому, данная работа посвящена взаимоотношениям микромаммалий с их членистоногими эктопаразитами и некоторыми паразитическими микроорганизмами с целью познания закономерностей функционирования эктопаразитарных систем, играющих важную роль в динамике и жизнедеятельности популяций микромаммалий на территории Крымского полуострова.

С этой целью проведено изучение состава и закономерностей жизнедеятельности сочленов эктопаразитарных систем (мелких млекопитающих, членистоногих эктопаразитов и возбудителей зоонозов), их взаимодействий между собой и с окружающей средой.

Эктопаразиты микромаммалей — это весьма разнородная группа кровососущих членистоногих (Arthropoda), относящихся к различным таксономическим группам — представители семейств иксодовые (Ixodidae), гамазовые (Gamasidae) и краснотелковые (Trombididae) клещи из класса Паукообразных (Arachnida), а также блохи (отряд Aphaniptera) из класса Насекомых (Insecta) (Евстафьев, 1999). Все они являются облигатными эктопаразитами, т. е. они живут на поверхности тела своего хозяина, питаются его кровью, лимфой и др. жидкими субстанциями мелких млекопитающих (ММ), и другой способ питания у них отсутствует. Изучению различных групп эктопаразитов в Крыму посвящен целый ряд работ, как по отдельным видам (Вшивков, 1957; Мельникова, 1961; Евстафьев, Товпинец, 2002), так и группам эктопаразитов (Вшивков, Скалон, 1961; Соснина, 1967, 1973). Несколько работ посвящено эктопаразитам мелких млекопитающих Крыма (Соснина, 1968, 1969; Кормилицина, Завалева, 1972; Соснина, Королева, 1980).

Материал и методы

Основные материалы и метод работы освещены ранее (Евстафьев, 2015, 2016), а здесь хотелось бы сделать только несколько замечаний и дополнений. Как говорилось выше, при эпизоотологических обследованиях территории Крымского полуострова регулярно проводились и паразитологические исследования путем очеса с пойманных микромаммалей сохранившихся на них эктопаразитов. Результаты очесов, проведенных в различных природных зонах полуострова, приведены в таблице (табл. 1).

К сожалению, полученный при очесе ММ материал получается паразитологически неполноценным. Дело в том, что давилки выставляли во второй половине дня, а снимали следующим утром, и мелкие млекопитающие могли попасться в ловушки как вскоре после их выставления, так и под утро, перед их снятием. А специальные исследования показали (Олсуфьев, 1953), что многие эктопаразиты начинают покидать тушки грызунов вскоре после начала их остывания (окоченения), скорость которого во многом связана с температурным режимом, и нередко ко времени выимки ММ с ловушек на них остается только малая доля от начальной численности эктопаразитов. Установлено, что за первые три часа после попадания в давилки грызунов с них сползло около 40 % клещей рода *Ixodes* и более 86 % рода *Demacentor*, а к 6 часам утра — 53 и 92 % соответственно (Наумов, 1958).

Таблица 1. Результаты очесов микромаммалей при эпизоотологических обследованиях территории Крыма
Table 1. The number of examined micromammals and ectoparasites combed off during epizootic research in Crimea

Объект и показатель	Горы и предгорья	Керченский п-ов	Степь	По Крыму
Мелкие млекопитающие, экз.*	1658	2063	1727	5448
<i>Crocidura suaveolens</i>	40	183	30	253
<i>Mus musculus</i>	123	486	660	1269
<i>Sylvaemus tauricus</i>	227	–	–	227
<i>Sylvaemus uralensis</i>	518	–	–	518
<i>Sylvaemus witherbyi</i>	236	1114	829	2179
<i>Microtus obscurus</i>	409	–	33	442
<i>Microtus socialis</i>	3	196	99	298
<i>Cricetulus migratorius</i>	2	81	76	159
Эктопаразиты, экз.	3019	2046	2645	7710
Индекс обилия (ИО)	1,82	0,99	1,53	1,42
Блохи (Aphaniptera)	1210	1067	982	3259
Вши (Anoplura)	20	–	11	31
Гамазиды (Gamasidae)	1116	825	1570	3511
Иксодиды (Ixodidae)	669	153	82	904
Краснотелки (Trombididae)	4	1	–	5

* Кроме приведенных ниже видов Micromammalia, эктопаразиты собраны с малой бурозубки и степной мышь, а также с 77 экз. серых крыс, 19 обыкновенных хомяков и 3 черных крыс.

Большая скорость сползания клещей и других эктопаразитов с трупов грызунов при таком способе отлова не позволяет составить сколько-нибудь правильное представление о динамике и величине зараженности ими мелких млекопитающих. Более точные данные получаются при раскопке гнезд ММ и анализе гнездового материала из них и очесе свежееотловленных в гнездах зверьков. Поэтому, приведенные ниже данные по эктопаразитофауне не претендуют на какую-либо полноту, а только могут служить основой для дальнейших, более полных специальных исследований.

В эту работу также вошли разнозненные данные разовых учетов и наблюдений, а также материалы по эктопаразитам (в основном блохам и гамазовым клещам), которые собирались из раскопанных гнезд грызунов и с пойманных в них животных. Дополнительно проводили сбор клещей (в основном нимф и имаго) на флаг и с домашних животных, так как иксодовые клещи на личиночной (реже нимфальной) стадии кормятся на мелких млекопитающих, а на нимфальной и имаго — на средних и крупных животных. Все это позволило расширить знания о фауне эктопаразитов и гнездовых нидикол, их территориальном распределении.

При изучении природных очагов нами использовался системный подход, который, с одной стороны, требует рассматривать природный очаг как расчлененное целое со своеобразным взаимодействием уровней организации, а с другой — как целостную систему (Евстафьев, 2000). При этом структурный анализ позволяет изучить элементы системы, т.е. природного очага (мелких млекопитающих и их эктопаразитов), составляющих ее основу и определить их иерархию, а роль функционального анализа — выявление функциональных связей между всеми компонентами очага и механизмов поддержания его целостности и стабильности (Беклемишев, 1956, 1970; Литвин, 1979; Брудастов, 1985).

Результаты обследований и их обсуждение

Данные, полученные нами при эпизоотологических исследованиях, показывают определенные различия, существующие в эко паразитарных системах с участием *Micromammalia*, которые касаются как видового состава эктопаразитов в различных природных зонах Крымского полуострова, так и их численности, особенностей взаимоотношений с хозяевами и др.

Прежде всего, следует отметить, что разные виды эктопаразитов обладают разными жизненными циклами, занимая определенное место в паразитарной экосистеме, соответственно отличаются трофическими и топическими связями с мелкими млекопитающими.

По экологическим характеристикам паразитизма эктопаразитов можно объединить в несколько биологических групп: гнездово-норовые (убежищные) паразиты; пастбищные (внеубежищные) паразиты и постоянные (эпизойные) паразиты.

Гнездово-норовые паразиты развиваются в норе или гнезде грызунов и насекомоядных, а на хозяина они (как облигатные кровососы) нападают лишь в период кровососания. Пастбищные или внеубежищные эктопаразиты по сути являются подстерегающими, поэтому они могут находиться в самых разнообразных местах (как в открытых местообитаниях, так и в убежищах хозяев), где могут встретиться со своими прокормителями. Пастбищные подстерегающие паразиты контактируют с хозяином только в период кровососания, после завершения которого покидают прокормителя. И, наконец, постоянные эктопаразиты, которые на протяжении всей жизни постоянно находятся на теле хозяина.

1. Гнездово-норовый (нидикольный) паразитокомплекс

Характерной чертой биологии мелких млекопитающих, особенно грызунов, является сооружение, порой весьма сложных и многочисленных нор и гнезда, используемых не только в период выведения потомства, но и постоянно. В них складывается свой, отличный от внешней среды, микроклимат, характеризующийся более сглаженными температурами (суточными и сезонными), повышенной влажностью воздуха, а также большей защищенностью их хозяев от многочисленных неблагоприятных факторов, как биологических (например, врагов), так и физико-климатических.

Особенно хорошо обустроены гнезда полевок, а также домовых и курганчиковых мышей. Гнезда лесных мышей (малой лесной, желтогорлой и степной) размещаются более открыто, особенно в разного рода лесных насаждениях, преимущественно под старыми пнями, корягами, в подстилке, земляных пустотах, неглубоких норах и т.д. Часто они не имеют определенной формы, а материалом их служат сухие листья деревьев, часто в них примешивается мох, измельченная сухая древесина, кора, мелкие веточки, здесь же можно увидеть погрызенные жёлуди, орехи, семена деревьев, остатки хитиновых покровов насекомых. Складывающийся в норах благоприятный микроклимат по сравнению с ближайшей окружающей средой, привлекает в норы, и особенно в гнезда, как паразитических членистоногих, так и гематофагов и разнообразных хищников.

Обитатели нор, и особенно гнезд ММ, обладают разнообразными жизненными циклами, разными трофическими и топическими связями с их животными-хозяевами. Нередки здесь непаразитические гамазовые клещи, обитатели почвы и растительности, попадающие в гнезда случайно, но особый интерес из постоянного населения гнезд представляют хищные формы, уничтожающие других членистоногих, в том числе и эктопаразитов, как в гнездах, так и непосредственно на самих зверьках.

Интенсивность заселения гнезд членистоногими зависит от множества факторов, но особенно от вида хозяина и его биологических особенностей, а также от временных и пространственных (топических) факторов, в частности, биотопической и зональной приуроченности.

Гнезда грызунов заселены членистоногими неравномерно: в них может быть от нескольких особей и до нескольких сотен, и даже тысяч гамазовых клещей. При этом гнезда мышей обычно заселены клещами значительно слабее, чем гнезда полевок, а период массового размножения клещей многих видов совпадает с периодом рождения и выкармливания потомства, либо приурочен к теплому периоду года или периоду постоянного пребывания хозяина в норе. В обследованных гнездах грызунов, как правило, по численности преобладают хищные гамазовые клещи. В гнездах мышей высокой численностью выделяется *Proctolaelaps pugnatus*, составляющий более половины общего числа гамазид, но многочисленны были и некоторые другие хищные клещи из родов *Parasitus*, *Hypoaspis* и др. (Соснина, 1980).

В гнездах у алтайской полевки хищные клещи составляли 48 % от общего числа клещей, у мышей 59 %, а по числу видов у полевок 54 % (38 видов), у мышей 45 % (27 видов). Второе место по численности занимают факультативные гематофаги (у полевок 5 видов, у мышей — 6), особенно обильные в гнездах полевок. Численность всех паразитических клещей в гнездах полевок составляет 48 %, в гнездах мышей — 36 %, а по числу видов 14 % (10 видов) и 20 % (12 видов) соответственно (Соснина, 1980).

Постоянные паразиты из числа гамазид рода *Laelaps*, а также гнездовые облигатных гематофагов рода *Hirstionyssus* тесно связаны с определенными видами своих хозяев. И если *L.¹ hilaris* и *Hir. isabellinus* являются паразитами полевок, то на желтогорлой и малой лесной мышках они встречались лишь случайно, в то время как *L. agilis* и *Hir. apodemi* — паразиты лесных мышей, лишь изредка обнаруживающиеся на полевках.

Из гнездово-норовых паразитических клещей у темной полевки наиболее часто встречались *Hir. isabellinus*, *Hmg. nidi*, *A. glasgowi* и *E. stabularis*, при этом обилие каждого из видов различны в разных точках полуострова, изменчивы эти показатели и по сезонам.

Из гнездово-норовых обитателей особенно глубокие трофические связи с хозяином имеют облигатные гематофаги: *Hir. isabellinus*, *Hir. apodemi*, *M. gigas*, *Hmg. hirsutus*, регулярно нападающие на грызунов для кровососания.

Интересную двойную роль в функционировании биоценоза норы играют факультативные гематофаги, обладающие смешанным питанием. Они, с одной стороны, являются паразитами

¹ Принятые в статье родовые сокращения (по алфавиту): *Amphipsylla* = Am., *Androlaelaps* = A., *Ctenophthalmus* = Ct., *Dermacentor* = D., *Eulaelaps* = E., *Haemaphysalis* = Hm., *Haemogamasus* = Hmg., *Hirstionyssus* = Hir., *Hyalomma* = H., *Ixodes* = Ix., *Laelaps* = L., *Leptopsylla* = Lp., *Myonyssus* = M., *Rhipicephalus* = Rh.

грызуна, а с другой — выступают в качестве хищников, уничтожая паразитических членистоногих, как на зверьках, так и в их гнездах. В последнем случае они становятся по отношению к хозяину норы мутуалистами. К таким видам относятся: *Hmg. nidi*, *Hmg. casalis*, *H. hirsutosimilis*, *A. glasgowi*, *E. stabularis*.

В гнездах грызунов в период их размножения на незащищенных голых сосунках преимущественно нападают облигатный гематофаг *Hir. isabellinus*, в меньшем числе — факультативный гематофаг *A. glasgowi*. На покрытых шерсткой сосунках грызунов клещи *Hir. isabellinus* становятся гораздо обильнее; в небольшом числе на них встречаются факультативные гематофаги *E. stabularis* и *Hmg. nidi*.

Интенсивность заражения и фауна паразитов на животных меняется по мере их роста и изменения образа жизни. У молодых зверьков, начавших выходить из нор, но еще тесно связанных с гнездом, сохраняется значительная зараженность их гнездовыми гематофагами (особенно *A. glasgowi*). Интенсивность зараженности гамазидами полувзрослых зверьков снижается за счет снижения численности *A. glasgowi* и *Hir. isabellinus*, но на них начинают встречаться другие виды эктопаразитов, облигатный гематофаг *H. hirsutus* и факультативный гематофаг *Hmg. casalis*.

На взрослых особях грызунов обычно доминируют клещи, относящиеся к паразитическим группам, такие как постоянные эктопаразиты *L. hilaris* и *L. agilis*, которых некоторые авторы (Брегетова, 1956; Земская, 1967) характеризуют как факультативных гематофагов, редко встречающихся в гнездах. Очень тесно связаны со зверьками и виды рода *Hirstionyssus*, которые относятся к переходным формам от гнездово-норовых обитателей к постоянным эктопаразитам (Земская, 1967).

На взрослых особях алтайской полевки обычно преобладают гнездовые факультативные гематофаги, которые составляют более 70 % от всех клещей, а все паразитические клещи (11 видов) составляли по числу особей 91,8 %, а по числу видов 23 %. Постоянные эктопаразиты доминировали и на желтогорлой мыши, доля всех паразитических клещей была 94,6 % от числа особей, 29 % от числа видов. Численность гнездовых облигатных и факультативных гематофагов, а также и хищных клещей на лесной мыши была примерно одинаковой (около 30 %), а паразитические клещи 9 видов составляли 68,7 % особей и 39 % от числа видов. Хищные клещи, обитающие на зверьках, по числу видов на полевке составляли 52 % (25 видов), на желтогорлой мыши — 58 % (22 вида), на малой лесной — 35 % (8 видов).

Непосредственно на животных встречается не менее 24 видов гамазовых клещей, из них в горно-предгорной зоне — 23 вида (95,8 %), в степной зоне — 15 (62,5 %), на Керченском полуострове — 13 (54,2 %). В 1960–1961 годах Е. Ф. Сосниной при исследовании эктопаразитов мышевидных грызунов трех массовых видов (алтайской полевки — 404 экз., желтогорлой мыши — 258 экз., малой лесной мыши — 272 экз.) и обитателей 177 их гнезд в лесном поясе горного Крыма было собрано со зверьков 10 730 гамазовых клещей, а из гнезд 38 871 экз., в результате чего было учтено около 100 видов гамазид различной трофики (Соснина, 1968, 1973). В гнездах и на зверьках у алтайской полевки обитает 91 вид гамазовых клещей, у желтогорлой мыши — 73, у малой лесной мыши — 26 видов (Соснина, Королева, 1980).

Индекс обилия гамазид на ММ, отловленных нами в ловушки Герро, в целом не превышает 1–5 %. Индекс зараженности грызунов колеблется в широких пределах (в зависимости от сезона, вида ММ, особенностей местообитания), в среднем меняясь от 5–10 до 30 % (землеройки, серые крысы), от 5–10 до 65 % (степная, малая лесная, желтогорлая, домовая и курганчиковая мыши), от 5–10 до 75–100 % (общественная и обыкновенная полевки, серый хомячок). Максимальных значений индексы достигают в зимне-весеннее время.

Индекс обилия гамазид на ММ, отловленных ловушками Герро, не превышает 1–5 %. Индекс зараженности грызунов колеблется в широких пределах (в зависимости от сезона, вида ММ, особенностей местообитания), в среднем меняясь от 5–10 до 30 % (землеройки, серые крысы), от 5–10 до 65 % (степная, малая лесная, желтогорлая, домовая и курганчиковая мыши), от 5–10 до 75–100 % (общественная и обыкновенная полевки, серый хомячок).

Более 85 % от числа очесанных нами гамазид составили особи 5 видов, являющихся фоновыми видами. Это *A. glasgowi* (963 экз. или 22,7 %), *Hmg. nidi* (810 и 19,1 % соответственно), *L. agilis* (805 и 19,0 %), *L. algericus* (529 и 12,5 %), *E. stabularis* (510 и 12,0 %). Достаточно обычными видами являются *L. jettmari* (106 и 2,5 %), *Hmg. hirsutosimilis* (69 и 1,6 %), *Hmg. ca-salis* (78 и 1,8 %), *Myonissus decumani* (50 и 1,2 %), *Hir. musculi* (42 и 1,0 %), остальные виды гамазовых клещей представлены небольшим числом особей, а доля каждого из них в общих сборах не достигает 1,0 %.

Блохи (отр. Aphaniptera) — широко распространённая группа гнездово-норовых эктопаразитов мелких млекопитающих, у которых паразитический образ жизни ведут только взрослые особи. Самцы и самки блох гнездово-норового комплекса находятся в основном в подстилке норы или гнезда, нападая для питания на животных, когда они посещают свои жилища. После кратковременного питания на хозяине, они снова укрываются в подстилке гнезда, щелях и других убежищах. Самки откладывают яйца в подстилке гнезда или в норе. Из отложенных вне тела хозяина яиц развивается черве подобная личинка, которая питается высокими кровянистыми испражнениями взрослых блох, а также другими разлагающимися органическими веществами.

2. Пастбищные подстерегающие паразиты

Пастбищные подстерегающие паразиты представлены в основном иксодовыми клещами, подстерегающие животных-хозяев в природных местообитаниях, на которых после закрепления питаются: как правило, один раз на каждой фазе развития. Вероятность встречи пастбищного паразита при таком образе жизни с потенциальным хозяином невелика, поэтому для реализации такой возможности эти членистоногие имеют ряд приспособлений, о чем сказано ниже. Круг животных-прокормителей обычно весьма широк: личинки и нимфы питаются на грызунах, насекомоядных и других мелких животных, взрослые клещи большинства видов питаются на средних и крупных животных — зайцах, копытных, хищниках.

В связи с приуроченностью пастбищных подстерегающих эктопаразитов к определенным ландшафтно-географическим зонам с их набором хозяев (группировок ММ и других животных), в Крыму сложились вполне определенные эколого-фаунистические комплексы: степной (в котором особняком стоит комплекс Керченского полуострова) и горнолесной (или горно-предгорный). Характерной особенностью выделенных эколого-фаунистических комплексов есть наличие в их составе фоновых индикаторных видов эктопаразитов или целой группы их, которые регулярно дают вспышки массового размножения. Наряду с массовыми видами здесь же распространены и другие виды, характерные для данной зоны, но они обычно никогда не имеют высокой численности.

В горнолесной зоны, занимающей около 20 % площади полуострова, отмечено около двадцати видов иксодовых клещей, из них 10 видов имеют трофические связи с грызунами на преимагинальных стадиях развития (*Ix. ricinus*, *Ix. redikorzevi*, *Hm. inermis*, *Hm. punctata*, *Hm. parva*, *Hm. caucasica*, *Hm. concinna*, *D. reticulatus*, *D. marginatus*, *H. marginatum*). Из них только в Горном Крыму встречаются *Ix. ricinus*, *Hm. inermis*, *Hm. caucasica*, *Hm. concinna*, *D. reticulatus*. Находки же видов *Ix. redikorzevi*, и *Hm. parva* очень малочисленны и приурочены к предгорьям и нижнему поясу гор. Для данной зоны характерна повышенная влажность (выпадает 600–1000 мм осадков), что благоприятствует развитию клещей, характеризующихся достаточно высокой степенью гигрофильности.

Большинство видов клещей встречается как в горнолесной части, так и в предгорьях, но некоторые виды проявляют привязанность к местам с определенными условиями. Так распространение *Hm. concinna* ограничено областью с высокими годовыми суммами осадков, а *Hm. caucasica* — более засушливыми предгорьями.

Клещ *Ix. ricinus* — один из самых массовых видов, очаги массового размножения которого, приурочены исключительно к лесным биотопам и мезофильной растительностью и повышенной влажностью воздуха. *Ixodes ricinus* и *D. marginatus* встречаются и в горах, и в пред-

горьях, но, если численность *Ix. ricinus* в предгорьях падает и в северной части индекс обилия вида равен 0,6 особи при встречаемости 33,3 % (при 17,3 и 82,5 % соответственно в горах), то у *D. marginatus* наоборот, их численность возрастает от горнолесных участков к предгорным. В отрытых степных регионах *Ix. ricinus* не встречается.

Отличительной чертой равнинно-степного Крыма, занимающего около 70 % площади полуострова, является плоский рельеф, господство культурного ландшафта, малое количество осадков, низкая относительная влажность воздуха. Незначительные по площади целинные участки вкраплены между пахотными землями. Здесь прокормителями преимагинальных стадий иксодовых клещей являются около 10 видов грызунов, в том числе общественная полевка, домовая и степная мыши, серый хомячок, степная мышовка, обыкновенный хомяк, малый суслик и др.

Фауна клещей равнинно-степного Крыма представлена степными и полупустынными видами. Исключение составляют *Hm. punctata* и *D. marginatus*, встречающиеся как в благоприятных для них биотопах в зоне лесов, так и в зоне степей. Проникновению многих видов препятствует очень низкая влажность воздуха.

Клещи равнинно-степного Крыма характеризуются различной степенью связи с грызунами. Наряду с видами, питающимися на грызунах на всех стадиях развития, есть виды, связанные с грызунами на преимагинальных стадиях, а также виды, прокормителями которых являются копытные. Первая группа представлена тремя малочисленными видами: *Ix. laguri*, *Hm. erinacei* (отмечен на грызунах Тарханкутского полуострова) и *Ix. redikorzevi* (встречается чаще, но индекс встречаемости не превышает нескольких процентов).

Клещи, имеющие трофические связи с грызунами и копытными, представлены наибольшим количеством видов: *Hm. punctata*, *Hm. parva*, *D. marginatus* и *H. marginatum*. Клещи *Hm. punctata*, как и *D. marginatus*, как на грызунах, так и на домашнем скоте паразитируют в незначительном количестве. Наиболее высокой численности достигает *H. marginatum*, особенно в весенние месяцы.

В степных заповедных территориях и других целинных местообитаниях, которые не используются под выпас и сенокосы и подвержены минимальному антропогенному прессу, концентрируется много видов диких млекопитающих, птиц и пресмыкающихся, что создает благоприятные условия для массового размножения многих видов клещей (*Ix. redikorzevi*, *Ix. crenulatus*, *Hm. punctata* и др.).

Керченский полуостров, занимающий около 1/10 площади Крыма, характеризуется холмистым рельефом и, несмотря на омывание его водами двух морей, имеет засушливый климат (годовая сумма осадков колеблется в пределах 270–400 мм). Однако близость двух морей благотворно сказывается на влажности воздуха, которая никогда не бывает такой низкой, как в равнинно-степном Крыму. Значительная пересеченность рельефа благоприятствует сохранению здесь больших нераспаханных участков, которые используются для выпаса скота, что создает благоприятные условия для процветания популяций ряда видов иксодовых клещей. Территорию полуострова населяют те же виды грызунов, что и степной Крым, а среди грызунов численно преобладают домовые и курганчиковые мыши. На грызунах Керченского полуострова зарегистрировано паразитирование клещей: *Hm. punctata*, *D. marginatus*, *Rh. bursa*, *Rh. sanguineus*, *H. scupense*, *H. marginatum*. Единичные находки на полуострове *Ix. ricinus* связаны с заносом особей этого вида на преимагинальных фазах из горного Крыма птицами, где они многочисленны.

К пастбищным подстерегающим паразитам относятся также краснотелковые клещи (сем. Trombididae), у которых на мелких млекопитающих паразитируют личинки, в то время как взрослые особи ведут свободный образ жизни. Распространение краснотелковых клещей на территории полуострова довольно мозаичное, а встречи их в сборах довольно редки. Это связано с тем, что период их паразитирования на мелких млекопитающих весьма краткосрочный и приурочен к теплему периоду года. При этом индекс обилия личинок краснотелковых клещей на отдельных особях грызунов бывает весьма высок (> 100 экз. на 1 особь).

В фауне Крыма различными исследователями отмечены такие виды краснотелковых клещей, как: *Chiroptella muscae*, *Hoffmannina variabilis*, *Neotrombicula talmiensis*, *N. tragardhi-ana*, *N. vulgaris*, *N. crinita*, *Trombicula brevisetigera*, *Ascoschoengastia latyshevi*, *Euschoengastia taurica*, *Heaslipia variabilis*, *Hir. apodemi*, *Schoutedenicchia pallidula*, *S. unicolor*, *Neoschoengastia thomasi* и другие (Соснина, 1970; Евстафьев, 1999).

3. Постоянные эктопаразиты мелких млекопитающих Крыма

Комплекс постоянных эктопаразитов мелких млекопитающих включает, в первую очередь, блох (отр. Aphaniptera) и вшей (отр. Anoplura).

У вшей, как постоянных паразитов млекопитающих, весь жизненный цикл завершается исключительно в покровах животного-хозяина. Нами за все годы исследования зарегистрированы только единичные встречи с паразитами этого отряда.

Вша *Polyplax spinosa* Burm., паразитирующая в основном на крысах, реже мышах, полевках, хомяках и других грызунах, имеет всемирное распространение. Вши *Eulinognathus allactagae* John. (паразит большого тушканчика), *Enderleinellus suturalis* Osb. и *Neohaematopinus laeviusculus* Gr. (паразиты суслика) распространены в пределах ареалов их хозяев, являясь характерными представителями степной зоны.

В горнолесной зоне на желтогорлой и малой лесной мышах отмечены вши *Polyplax serrata* Burm., *Hoplopleura affinis* Burm. и *H. acanthopus* Burm. (Соснина, 1970).

Блохи — широко распространённая группа постоянных эктопаразитов мелких млекопитающих, самцы и самки которых большую часть времени проводят в покровах хозяев. Самки покидают их тело только для откладки яиц, которая происходит вне хозяина в гнезде, норе и т.п. Ряд видов блох, паразитирующих на мелких млекопитающих, широко распространены в пределах Крымского полуострова, распространение других видов, ограничено определенными природными зонами, где обитают их основные хозяева (табл. 2–3).

Блохи, которые способны питаться на широком круге мелких млекопитающих (*Nosopsyllus consimilis*, *Ct. secundus*) — встречаются повсеместно, распространение других видов ограничено той или иной природной зоной. Так, только в горнолесной зоне встречаются виды *Am. rossica*, *Ct. proximus*, *Ct. wagneri*. Преимущественно в степной зоне и на Керченском п-ве встречается блоха *N. mokrzecky*, а *Lp. taschenbergi* и *Rhadinopsylla ucrainica* доминируют на Керченском п-ве. В наших сборах 7 видов блох составляли 95,9 % от их общего количества, а зараженность ими отдельных хозяев показаны в таблице 3.

Таблица 2. Численность основных видов блох в очесах ММ и интенсивность зараженности (индекс обилия) мелких млекопитающих в различных природных зонах Крыма

Table 2. The number of main flea species combed off from small mammals and the intensity of infestation (abundance index) of small mammals in different natural zones of Crimea

Блохи	Природные зоны (экз./ИО)			
	Горы и предгорья	Керченский п-ов	Степь	Итого
<i>Amphipsylla rossica</i>	187/3,67	—	1/1,00	188/3,62
<i>Nosopsyllus consimilis</i>	240/2,89	274/2,23	212/2,19	726/2,40
<i>N. mokrzecky</i>	7/1,17	247/2,38	507/3,52	761/3,00
<i>Ctenophthalmus proximus</i>	247/2,84	—	2/2,00	249/2,83
<i>Ct. secundus</i>	162/2,79	142/2,00	185/2,50	489/2,41
<i>Ct. wagneri</i>	222/3,36	—	—	222/3,36
<i>Leptopsylla segnis</i>	13/2,17	16/3,20	1/1,00	30/2,50
<i>Lp. taschenbergi</i>	17/1,70	335/3,02	58/3,41	410/2,97
<i>Rhadinopsylla ucrainica</i>	—	32/3,20	12/1,20	44/2,20
<i>Stenoponia ivanovi</i>	24/2,18	13/1,63	1/1,00	38/1,90
Итого (экз.)	1130	1063	982	3175

Таблица 3. Интенсивность зараженности (ИО) блохами мелких млекопитающих и их доля по хозяевам*
 Table 3. The intensity of infestation (II) by fleas of small mammals and their portion among hosts

Хозяин	<i>Amphypsylla rossica</i>	<i>Nosopsyllus consimilis</i>	<i>N. mokrzeckyi</i>	<i>Ctenophthalmus proximus</i>	<i>Ct. secundus</i>	<i>Ct. wagneri</i>	<i>Leptopsylla taschenbergi</i>	Общий итог (ИО)
<i>Crocidura suaveolens</i>	–	1,9/3,7	1,4/3,4	–	1,6/3,7	1,0/0,5	3,6/6,1	1,87
<i>Mus musculus</i>	–	1,4/3,3	3,4/43,5	1,0/0,8	2,1/8,8	–	1,6/6,6	2,75
<i>Sylvaemus tauricus</i>	1,5/1,6	1,8/3,4	–	3,6/52,4	2,7/3,3	2,0/8,1	2,0/2,4	2,78
<i>Sylvaemus uralensis</i>	1,7/2,7	3,4/13,6	1,0/0,1	2,2/26,1	2,5/7,4	3,4/19,8	1,7/1,2	2,68
<i>Sylvaemus witherbyi</i>	–	2,2/35,5	2,8/42,6	4,3/10,4	1,4/18,6	–	3,6/76,1	2,58
<i>Microtus obscurus</i>	3,9/95,2	2,8/9,0	1,0/0,1	2,0/11,2	3,6/12,5	3,7/71,6	2,5/1,2	3,41
<i>Microtus socialis</i>	–	2,0/9,8	3,0/2,4	–	4,0/30,9	–	1,0/1,7	2,87
<i>Cricetulus migratorius</i>	1,0/0,5	2,9/21,6	5,0/7,9	–	2,5/14,9	–	1,9/4,6	2,92
Общий итог (ИО)	3,6	2,4	3,0	2,8	2,4	3,4	3,0	2,76

* В числителе — ИО, в знаменателе — доля особей данного вида блохи от их общего количества.

Как видно из приведенных в табл. 3 данных, интенсивность заражения животными блохами максимально на алтайской полевке, далее по зараженности идут серый хомячок и общественная полевка, минимальна зараженность желтогорлой и других мышей.

Распределение некоторых видов блох тесно связано с ареалами их основных прокормителей. Так блохи *Oropsylla ilovaiskii* Wagner., *Citellophilus tesquorum* Wagner., *Cit. simplex* Wagner. и *Frontopsylla semura* Wagner. паразитируют на малом суслике, поэтому в Крыму имеют мозаичный ареал, как и у хозяина. Они приурочены к целинным участкам ксерофильной степи, реже — к остепненным участкам предгорий.

Индекс обилия эктопаразитов (ИО)² на мелких млекопитающих в целом по Крыму составил 1,42; максимальных значений он достигал в горнолесной зоне (ИО = 1,82), несколько меньше он в степной зоне (ИО = 1,53), а минимальный — на Керченском полуострове (ИО = 0,99). Причины таких отличий могут крыться как в различном видовом составе хозяев прокормителей и различном образе их жизни (что определяет видовой состав и численность эктопаразитов), так и разных природно-климатических условия (экологических факторах).

В разных природно-климатических зонах заметно отличие групп паразитов: если в горнолесной зоне в очесах ММ более многочисленными являются блохи и особенно иксодиды, то гамазиды наиболее многочисленны в степной зоне (см. табл. 1).

Морфофизиологические и этолого-экологические аспекты взаимоотношений мелких млекопитающих с их эктопаразитами

Мелкие млекопитающие, как и их эктопаразиты, в процессе совместной эволюции, выработали множество морфологических, физиологических, этологических и экологических приспособлений к совместному сосуществованию. Именно они, позволяют мелким млекопитающим минимизировать контакты с эктопаразитами, а также эффективно избавляться от них. На возможность заражения мелких млекопитающих теми или иными эктопаразитами влияет подвижность животных-хозяев, тип местообитания, особенности строения и расположения гнезд, а также степень привязанности грызунов к своим убежищам.

Так, полевки, обитающие колониями и имеющие крупные и хорошо оформленные подземные гнезда, много времени проводит в норах и гнезде, для которых характерен довольно устойчивый режим микроклимата. Это способствует обильному заселению гнезд полевок как хищными гамазидами, так и факультативными гематофагами, которые становятся доминирующими и на хозяине гнезда.

² Индекс обилия (ИО) — количество эктопаразитов на 1 зараженного хозяина.

Гнезда желтогорлой, малой лесной и степной мышей расположены более поверхностно и оформленные довольно рыхло, поэтому имеют худшие микроклиматические условия, что ведет к заметно более слабой заселенности их гамазидами. К тому же, лесные мыши, особенно желтогорлая, отличаются большой подвижностью и надолго покидают убежища. Поэтому на них преобладают постоянные эктопаразиты, а гнездовые клещи встречаются реже.

С другой стороны, различные типы приспособлений позволяют эктопаразитам успешно реализовать их паразитический потенциал: находить хозяев, прикрепляться к ним, успешно защищаться от самоочищения и успешно завершать питание и размножение. Как следствие — большинство видов эктопаразитов имеет весьма ограниченный круг хозяев-прокормителей, близких по биологии и экологии, поэтому видовой состав, численность и распространение эктопаразитов по территории определяются ареалами основных видов-прокормителей и динамикой их численности.

Важнейшей адаптацией к временному паразитизму является способность к длительному выживанию без пищи и воды, так как при низких плотностях популяций паразита и хозяина шансы их встречи невелики, а успех выживания и оставления потомства во многом зависит от встречи с прокормителем. К максимально длительному голоданию способны аргасовые клещи (свыше 10 лет), а некоторые виды блох могут обходиться без пищи до 12–18 мес., большинство гамазовых клещей — от 2 до 6 мес. Вместе с тем, у временных эктопаразитов выработался комплекс, поведенческих реакции и приспособлений направлены на отыскание подходящего местообитания с комфортными гигротермическими условиями. Именно они позволяют этим членистоногим длительное время находиться в активном состоянии, избегая иссушения организма, одновременно обеспечивая наибольшую вероятность встречи с потенциальными хозяевами-прокормителями.

Способность клещей к длительному голоданию обеспечивают как физиологические механизмы через максимально экономное расходование накопленных жиров и других важных веществ, так и этологические, направленные на минимизацию и оптимизацию двигательной активности. То есть эктопаразиты начинают проявлять поисковое поведение только тогда, когда их органы чувств сигнализируют о наличии вблизи теплокровного животного.

К морфологическим приспособлениям, препятствующим потере влаги из организма (одной из основных причин их смертности на этапе свободноживущей фазы), относится наличие на теле хитинового покрова, который практически непроницаем для воды. Особенно мощный он у имаго клещей рода *Dermacentor*, представленных в Крыму двумя видами. Кроме того, на покровах имеются эмалевые пятна с белым пигментом, что способствует отражению части солнечной энергии, защищая их от перегрева прямыми солнечными лучами.

К этологическим приспособлениям можно отнести их выжидательное поведение, когда клещи поднимаются с нагретой поверхности земли на верхушки стебельков травянистых растений, где располагаются на их притененной стороне. Здесь они могут постоянно находиться до 3–5 и более суток, опускаясь в подстилку на 1–3 суток для восстановления водного баланса. Иксодовые клещи практически не способны поглощать свободную воду, поэтому у них выработались и физиологические механизмы для поддержания в организме нормального водного баланса. Роль регулятора водного баланса у них выполняют слюнные железы, в альвеолах которых благодаря особому составу слюны, происходит поглощение влаги непосредственно из воздуха. Именно этот механизм обеспечивает восстановление водного баланса в организме клеща, во время нахождения его в подстилке.

Личинки и нимфы, которые в отличие от имаго имеют достаточно мягкие и слабо хитинизированные наружные покровы, вынуждены совершать постоянные суточные вертикальные перемещения, укрываясь в более влажную подстилку на день. Активизация клещей в сумеречное и темное время суток, характеризуется оптимальными гигротермическими условиями и совпадает по времени с активностью их прокормителей, к тому же личинки и нимфы поджидают своих прокормителей на небольшой высоте, что соответствует зоне максимальной активности грызунов.

Эколого-этологическим приспособлением является переход эктопаразитов к гнездово-норовому образу жизни, так как, с одной стороны, это облегчает и делает регулярными встречи паразита с хозяином; а с другой — дает возможность обитать в микробиотопе с оптимальными микроклиматическими условиями.

Трофические связи — основа хозяинно-паразитарных систем, а пища оказывает прямое или косвенное воздействие на биологию и экологию эктопаразитов. Однако часть жизненного цикла они находятся в окружающей среде вне тела их хозяев, а для питания эктопаразитам необходимо сначала обнаружить прокормителя, затем прикрепиться к его покровам, избегая сбрасывания хозяином или уничтожения, и только потом приступить к питанию.

Для решения этих задач у эктопаразитов имеются хорошо развитые органы чувств (тактильные механорецепторные сенсиллы, фото-, термо- и хеморецепторы, орган Галлера и др.), служащие для связи с внешним миром, для получения информации о внешней среде, для дистанционного обнаружения хозяина, выбора места для питания на его теле и т.п. Здесь же на хозяине обычно происходит и встреча полового партнера.

Большинство видов эктопаразитов способны обнаружить хозяина благодаря зрению, а установление контакта при сближении с ним может происходить либо путем наползания на хозяина с земли (у клещей и вшей), либо прицеплением к его покровам непосредственно с растительности (различные клещи). Поэтому при подстерегании клещи располагаются на растении на такой высоте, на какой вероятность их взаимного контакта максимальна. Личинки и нимфы иксодид обычно поднимаются на низкорослые растения на высоту не выше 10–30 см, что обеспечивает их встречу с мелкими млекопитающими. У блох контакт происходит путем запрыгивания на хозяина при помощи прыгательных ног.

Для предотвращения уничтожения или сбрасывания паразита с хозяина, а также для обеспечения легкости передвижения в его покровах, эктопаразиты выработали ряд морфологических адаптаций. У блох наблюдается уплощение тела с боков (в латеральном направлении), что связано с высокой частотой актов питания и высокой подвижностью блох в покровах хозяев. У иксодид, большинства видов гамазид и вшей, характеризующихся меньшей подвижностью, тело уплощено в дорзо-вентральном направлении, что способствует более плотному прикреплению их к поверхности тела хозяев.

Для удержания в покровах хозяев на теле большинства эктопаразитов имеются разного рода фиксаторные крючья, шипы и щетинки, направленные назад кутикулярные выросты, зубцевидные выросты на члениках ног, а на лапках — коготки и присоски. Весь этот комплекс морфологических образований способствует удерживанию паразита в покровах хозяина при самоочищениях и других механических оборонительных реакциях хозяина.

Средством пассивной защиты эктопаразитов от механических повреждений служит и склеротизация их покровов, которую можно наблюдать как у облигатных гематофагов, большую часть времени находящихся на теле своих хозяев (гамазиды из рода *Hirstionyssus* и др.), так и у длительно питающихся видов (иксодовые клещи).

Одной из физиологических адаптаций членистоногих к паразитизму служит гонотрофическая гармония, характерная для самок ряда кровососущих насекомых и клещей. Суть ее состоит в строгом соответствии развития яиц с питанием самки, когда переваривание крови идет параллельно с развитием яиц, а число периодов яйцекладки соответствует числу кровососаний. При полной гонотрофической гармонии плодовитость самок иксодовых клещей пропорциональна количеству выпитой крови, а необратимые морфофизиологические изменения в их организме в период подготовки к яйцекладке делают невозможным прохождение повторных гонотрофических циклов. Гонотрофическая гармония и согласованность питания и линек у клещей обеспечивают однократность питания на каждой фазе развития.

Гонотрофическая гармония свойственна и некоторым видам гнездово-норовых гамазид (например, *D. gallinae*), на преимагинальных фазах развития пьют кровь по одному разу, хотя для откладки первой порции яиц самкам иногда требуется два приема крови. В оптимальных условиях гамазовые клещи проходят от 5 до 8 гонотрофических циклов.

Гонотрофическая гармония характерна только для немногих видов блох (например, *P. irritans*). У самок большинства видов блох гонотрофическая гармония отсутствует, так как им свойственна значительная независимость ритмов питания и размножения и нередко на один функциональный цикл яичников приходится несколько кровососаний (4–5 приемов крови у *C. consimilis*, до 5–10 — у *L. segnis*) (Вашенок, 1967).

Среди гамазовых клещей есть яйцекладущие виды (временные паразиты), так и живородящие. В отличие от других групп клещей, у гамазовых одновременно созревает лишь одно, очень крупное, яйцо, которое созревает и откладывается самкой каждые 3–8 часов. Хотя гамазовые клещи малоплодовиты, но малая плодовитость компенсируется быстротой развития всех фаз. У некоторых паразитических клещей развитие личинки (иногда и протонимфы) может происходить внутри тела самок в яйцевых оболочках, что способствует большей выживаемости клещей и ускоряет их развитие (Брегетова, 1956).

Хозяинно-паразитарный аспект

Каждая особь, популяции и вид мелких млекопитающих, теснейшим образом связаны с определенным комплексом эктопаразитов, который в большей или меньшей мере меняется в зависимости от микро- и мезоклиматических условий местообитаний, как во временном, так и в пространственном аспектах.

Белозубка малая (*Crocidura suaveolens*)

Состав эктопаразитофауны малой белозубки аналогичен паразитофауне других мелких млекопитающих, обитающих в аналогичных местообитаниях, что определяется их активным поисковым образом жизни и свидетельствует о регулярном обмене эктопаразитами.

Фауна эктопаразитов малых белозубок насчитывает 8 видов блох (*N. mokrzecky*, *N. consimilis*, *Lp. taschenbergi*, *Ct. secundus*, *Ct. wagneri*, *Lp. segnis*, *Lp. taschenbergi* и *Palaeopsylla vartanovi*; 7 видов гамазовых клещей (*Hmg. nidi*, *A. glasgowi*, *L. algericus*, *E. stabularis* и др.) и два вида иксодовых клещей (*Ix. ricinus*, *Ix. redikorzevi*) (33,0 %). Вид *Palaeopsylla vartanovi* Joff., особи которого отловлены нами в горном Крыму на малой бурозубке и малой белозубке, впервые отмечен для фауны Украины (Евстафьев, 1990). В Горном Крыму он обитает в виде изолированной от основной части ареала популяции (ближайшие находки — горные районы Северного Кавказа), являясь специализированным паразитом землероек.

Из 308 малых белозубок очесано 278 эктопаразитов: 112 экз. блох (40,3 % от общей численности их эктопаразитов) (7 видов), 73 экз. (26,3 %) гамазовых клещей (6 видов) и 93 экз. (33,5 %) иксодовых клещей (2 вида). Среди доминантов на малой белозубке — 4 вида блох: *N. consimilis* (27,8 % их численности) *Nosopsyllus mokrzecky* (26,8 %), *Lp. taschenbergi* (25,8 %) и *Ct. secundus* (18,56 %); три вида гамазид: *Hmg. nidi* (28,6 % их численности) и *L. algericus* (23,2 %); и два — иксодовых клещей: *Ix. ricinus* (67,5 %) и *Ix. redikorzevi* (32,5 %).

Мышь малая лесная (*Sylviaemus uralensis*)

На малой лесной мыши (МЛМ) нами отмечено 9 видов блох: *N. consimilis* (36,7 %), *Ct. proximus* (24,1 %), *Ct. wagneri* (16,3 %), *Ct. secundus* (13,3 %), *Stenoponia ivanovi*, *Lp. taschenbergi*, *Am. rossica*, *N. fasciatus*, *N. mokrzecky*. Из гамазид непосредственно на мышках отмечено более 13 видов, из которых в качестве доминантов можно выделить: *L. agilis* (36,5 %), *Hmg. nidi* (25,1), *E. stabularis* (11,4), *A. glasgowi* (11,1), *H. hirsutosimelis*, *M. decumani*, *L. jettmari*, *Hir. musculi*, *Pergamasus* sp. и др. В гнездах МЛМ обычно доминировал *L. agilis*, максимальная численность которого не превышала 47 %, а в ряде мест — гнездовый облигатный гематофаг *Hir. apodemi* (Соснина, Королева, 1980).

Для фауны Крыма в качестве паразитов МЛМ приведены и другие виды: из гамазид — *Euryparasitus emarginatus*, *Hmg. hirsutus*, *M. rossicus*, *L. algericus*, *Cyrtolaelaps minor*, *Nothrolaelaps* sp., *Amblyseius* sp., *Garmania* sp., *Hypoaspis* sp., *Haemolaelaps* sp.; из иксодид — *Ix. ricinus*, *Ix. redikorzevi*, *Hm. concina*, *Hm. punctata*, *Hm. erinacei*, *D. reticulatus*, *D. marginatus*, *Hm. parva*, *Rh. bursa* (Вшивков, Скалон, 1961; Евстафьев, 1999 и др.).

Мышь желтогорлая (*Sylvaemus tauricus*)

Из 376 особей ЖМ очесано 1104 эктопаразитов: 206 экз. (18,7 %) — блохи; 665 экз. (60,2 %) — гамазовые клещи, 229 экз. (20,7 %) — иксодовые клещи, 4 экз. (0,4 %) — красно-телковые клещи (видовая принадлежность не определялась).

У ЖМ нами зарегистрировано 30 видов эктопаразитов: гамазовые клещи — 15 видов, блохи — 10 видов, иксодовые клещи — 5 видов. Зараженность эктопаразитами отдельных особей ЖМ колеблется от 1,5 до 4,1 экз. На желтогорлой мыши, обитающей в горнолесной зоне, доминировали гамазовые клещи *L. agilis* (их доля составляла от 64 % до 86 % (Соснина, Королева, 1980). На втором месте по численности был гнездовой облигатный гематофаг *Hir. apodemi*, затем следовали (в несколько различном порядке в разные сезоны) *E. stabularis*, *H. hirsutosimilis*, *Hmg. nidi*, *H. hirsutus*, *A. glasgowi*, *M. gigas*.

Зараженность ЖМ эктопаразитами закономерно меняется в течение года: она минимальна летом (1,5); осенью происходит увеличение зараженности (до 4,1), а к весне опять снижается (1,9). Наиболее обычными паразитами ЖМ по основным таксономическим группам эктопаразитов являются: из иксодовых клещей *Ix. ricinus* Latr. (91,9 % — от общего числа иксодовых клещей в очесах); из блох: *Ct. proximus* Wagner. (60,5 % от числа блох), *Nosopsyllus consimilis* Wagner. (15,5), *Ct. wagneri* Tiflov. (11,6), *Lp. taschenbergi* Wagner. (6,3); из гамазовых клещей: *L. agilis* (59,7 % — от числа гамазовых клещей), *Hmg. nidi* (14,0), *A. glasgowi* (7,7), и *E. stabularis* (6,9), *H. hirsutosimilis* (6,8).

Кроме того, в единичных экземплярах на желтогорлых мышах отмечены следующие виды эктопаразитов: *Hm. concina*, *Hm. inermis*, *Hm. punctata*, *Ix. redicorzevi* (из иксодовых клещей); *Euryparasitus emarginatus*, *Hoplopleurus* sp., *Myonissus decumani*, *Pergamasus crassipes*, *L. hilaris*, *Hmg. casalis*, *L. jettmari*, *Hir. talpae*, *Macrocheles matrius*, *Parasitus* sp. (из гамазовых клещей); *N. fasciatus*, *Am. rossica*, *Stenoponia ivanovi*, *Ct. secundus*, *N. mokrzecky*, *Dasypsyllus gallinulae* (из блох) (Евстафьев, 2004).

Мышь степная (*Sylvaemus witherbyi*)

Фауна блох степной мыши включает 9 видов, из них три — выраженные доминанты: *N. mokrzecky* (30,9 %), *Lp. taschenbergi* (29,8) и *N. consimilis* (24,6); далее следуют *Ct. secundus*, *Ct. proximus*, *Rh. ucrainica*, *Lp. segnis*, *N. fasciatus*, *St. ivanovi*. В распределении блох на степной мыши четко прослеживается зональный аспект. Так, около половины всех блох на мышах с Керченского п-ва составляли *Lp. taschenbergi*, и там же отловлено более 86 % блох *Rh. ucrainica*, *Lp. segnis*, *N. fasciatus*, *St. ivanovi*. Блоха *Ct. proximus* отмечена только в горнолесной зоне полуострова. В степи доминировали *N. mokrzecky* и *N. consimilis*.

На степных мышах нами обнаружено более 15 видов, из них наиболее массовыми были *A. glasgowi* (34,6 %) и *Hmg. nidi* (31,3 %), далее следовали *E. stabularis* (12,1 %) и *Laelaps algericus* (11,4 %), а также *Hir. musculi*, *Hmg. casalis*, *L. agilis*, *M. decumani* и др. В степных районах доминировали *A. glasgowi*, а на Керченском п-ве преобладали *Hmg. nidi*.

Мышь домовая (*Mus musculus*)

С домовых мышей нами было очесано 458 экз. блох 9 видов. В отличие от других грызунов у домовых мышей доминирует всего один вид — *N. mokrzecky*, доля которого составила 72,3 %, причем этот вид встречался только в степной зоне и на Керченском п-ве. Другие виды блох были много малочисленнее: *Ct. secundus* (9,4 %), *Lp. taschenbergi* (5,4), *N. consimilis* (5,2), *Lp. segnis* (2,8), *St. ivanovi* (2,4), *Rh. ucrainica* (1,3), и единичными особями представлены *Ct. proximus* и *N. fasciatus*, встречавшиеся только в горнолесной зоне.

Полевки алтайская (*Microtus obscurus*) и общественная (*Microtus socialis*)

Анализ эктопаразитофауны показал, что на алтайской полевке, обитающей преимущественно в горнолесной зоне она богаче как по видовому, так и по численному составу. На полевке алтайской в пределах ареала зарегистрировано 10 видов блох, 14 видов гамазид и 3 вида иксодид, в то время как на полевке общественной, соответственно, — 6, 8, 2 вида.

Доминирующими видами блох для алтайской полевки являются *Am. rossica* и *Ct. wagneri*, которые на общественной полевке не встречаются (как и вид *Ct. proximus*). Общими для обеих видов являются достаточно многочисленные блохи *Ct. secundus* и *N. consimilis* и малочисленная *Lp. taschenbergi*, встречающиеся практически на всем полуострове. Для общественной полевки характерны *N. mokrzecky* (весь ареал), *Rh. ucrainica* и *St. ivanovi* (Керченский п-ов).

Из гамазид общими для полевков являются виды *A. glasgowi*, *Hmg. nidi* и *E. stabularis*; только на алтайской полевки встречались *L. agilis*, *L. hilaris*, *Hir. isabellinus*, а только на общественной — *Hmg. casalis*. Иксодовые клещи (*Ix. ricinus*, *Ix. redikorzevi*, *Ix. laguri*) встречались в основном в горно-предгорной зоне, в степи клещи единичны. Массовым в горнолесной зоне является только клещ *Ix. ricinus*.

Крыса серая (*Rattus norvegicus*)

Эктопаразиты на крысах малочисленны, (индекс обилия — 0,4), что подтверждается исследованиями и других авторов (16). Из эктопаразитов отмечено 6 видов, из которых более 96 % составили: *Nosopsyllus fasciatus* (86,2 %) и *Ct. secundus* (10,0 %), в единичных экземплярах отмечены *Nosopsyllus mokrzeckii*, *A. glasgowi*, *Macrocheles matrius* и *Ix. ricinus*.

Хомяк обыкновенный (*Cricetus cricetus*)

Среди эктопаразитов обыкновенных хомяков в Крыму отмечены: блоха *N. consimilis*; гамазовые клещи: *A. glasgowi*, *Hmg. nidi*, *E. stabularis*, *Hir. criceti*, иксодовые клещи: *Ix. ricinus*, *Hm. erinacei*.

Синантропные грызуны (домовая мышь, серая крыса)

Зараженность синантропных грызунов (домовая мышь, серая крыса) на порядок ниже, чем особей из природных популяций.

Более 85 % от числа очесанных из ММ гамазид составили особи 5 фоновых видов: *A. glasgowi* (963 экз. или 22,7 %). *Hmg. nidi* (810 и 19,1 % соответственно), *L. agilis* (805 и 19,0 %), *L. algericus* (529 и 12,5 %), *E. stabularis* (510 и 12,0 %). Достаточно обычными видами являются *L. jettmari* (106 и 2,5 %), *Hmg. hirsutosimilis* (69 и 1,6 %), *Hmg. casalis* (78 и 1,8 %), *M. decumani* (50 и 1,2 %), *Hir. musculi* (42 и 1,0 %). Остальные виды представлены единичными особями, и их доля в очесах не достигает 1,0 %.

Обзор фауны основных видов эктопаразитов, паразитирующих на мелких млекопитающих

Иксодовые клещи

Хотя фауна иксодовых клещей Крыма представлена 28 видами, но с *Micromammalia* в той или иной степени трофически связано в фазе личинки, реже нимфы, только 16 видов. Формирование паразитокомплексов с участием ММ и иксодовых клещей, а также динамика численности последних — очень сложный, многофакторный и многогранный процесс. Численность популяций каждого вида иксодид зависит от комплекса экологических условий и наличия прокормителей для всех фаз развития, при этом одни виды могут образовывать очаги массового размножения, другие — высокой численности не достигают.

Из более чем десятка видов клещей рода *Ixodes*, отмеченных в фауне Крыма, паразитирование на мелких млекопитающих нами отмечено только для нескольких видов: *Ix. ricinus*, *Ix. redikorzevi*, *Ix. laguri* и *Ix. trianguliceps*. При этом находки двух последних видов единичны, более обычны на хозяевах в степной и предгорной зонах и на Керченском полуострове *Ix. redikorzevi*, и только вид *Ix. ricinus* в различных биотопах горно-лесной зоны обычен, а местами — очень многочисленен.

Род *Hyalomma* в Крыму представлен двумя видами (*H. scupense* и *H. marginatum*), личинки которых достаточно редко встречаются на мелких млекопитающих. Основные прокормители нимф и имаго — копытные животные. *Hyalomma scupense* встречается преимущественно

в предгорной зоне и на Керченском полуострове, *H. marginatum* имеет более обширный ареал, встречаясь на всей территории Крыма.

Из рода *Rhipicephalus* в Крыму обитает четыре вида, из которых личинки только трех видов могут иногда встречаться на микромаммалиях. Два вида крайне малочисленны и имеют весьма ограниченный ареал: *Rh. rossicus* (северное Присивашье) и *Rh. turanicus* (западная часть Керченского п-ова). Наиболее широко распространен собачий клещ *Rh. sanguineus*, питающийся в основном на собаках и отсутствующий только в высокогорных районах Крыма.

Из рода *Dermacentor*, на полуострове встречаются оба вида: *D. marginatus* и *D. reticulatus*, личинки и нимфы которых питаются преимущественно на грызунах и землеройках.

Ареал *D. marginatus* охватывает весь полуостров, но более многочислен вид в предгорной зоне, редок только в высокогорьях. *D. reticulatus* — типичный обитатель зоны лиственных и смешанных лесов, поэтому встречается в виде изолированной популяции (от основной части материкового ареала) в горно-лесной зоне Крым. Характерной чертой обеих видов является короткий период существования в природе голодных личинок и нимф, которые не способных к длительному голоданию, и исключительная долговечность имаго (до 2–4 лет). В природе клещи обычно занимают экотонные сообщества (на границе древесной и травянистой растительности) с умеренной влажностью почвы и подстилки. Взрослые клещи питаются главным образом на копытных, а также зайцах и хищниках.

Личинки и нимфы клещей рода *Haemaphysalis* паразитируют на мелких млекопитающих. Наиболее обширный общекрымский ареал имеет *Hm. punctata*, более часто встречаясь в предгорной зоне, реже — в степной. Преимущественно на Керченском полуострове обитает *Hm. parva* (= *otophila*), а виды *Hm. inermis*, *Hm. erinacei*, *Hm. caucasica*, *Hm. concinna* имеют изолированные ареалы, которые ограничены горно-лесной зоной полуострова. Имаго клещей этого рода могут паразитировать на широком круге средних и крупных млекопитающих.

Гамазовые клещи

Гамазовые клещи — очень разнообразная по биологии и экологии группа эктопаразитов. В Крыму отмечено более 100 видов гамазовых клещей, трофически и топически связанных с мелкими млекопитающими. Большинство видов — нидиколы, обитающие в норах и гнездах ММ, среди которых преобладают свободноживущие формы (сапрофаги, хищники), а гематофаги, особенно паразитические формы, составляют незначительную долю (до 20 %). Одни клещи в основном находятся в покровах животного-хозяина, другие концентрируются в их норах или гнездах.

Клещ *A. glasgowi* — факультативный кровосос, паразитирующий на 11 видах мелких млекопитающих, в массе размножаясь в их гнездах. Зараженность мелких млекопитающих в целом по Крыму составляет 23,1 %; при этом, в степных районах она более чем в 2 раза выше, чем в горных районах и на Керченском полуострове. Доля *A. glasgowi* в очесах ММ в степных районах составляла 39,2 %, в горной части и на Керченском полуострове — соответственно 15,6 и 15,7 %. Наиболее сильно заражены им полевки общественные (51,1 %) и мышовки степные (36,8 %), меньше всего — крысы серые (6,9 %) и мыши желтогорлые (8,5 %).

Развитие *Hmg. casalis* тесно связано с гнездами птиц, в основном из отряда Воробьиных. Все наши находки *Hmg. casalis* (62 экз.) приурочены к степным районам, что, по-видимому, связано со сравнительно легкой возможностью перехода клещей из наземных гнезд птиц, закончивших гнездование, на грызунов. Этим и объясняется нахождение особей данного вида клещей только в весеннее время и отсутствие его на грызунах в осенне-зимний период.

Haemogamasus casalis собраны с домовых мыши (заражено 3,8 % особей, на которых собрано 38,7 % особей этого клеща), общественной полевки (2,8 % и 25,8 % соответственно), степной мыши (0,6 % и 30,6 %), серого хомячка (4,3 % и 4,8 %).

Eulaelaps stabularis — факультативный паразит и хищник, их нормальное размножение возможно при смешанном питании. Это один из наиболее часто встречаемых на грызунах и в их гнездах видов гамазид по всей территории полуострова. В наших сборах *E. stabularis*

встречается на всех видах мелких млекопитающих, но наибольшее количество клещей обнаружено на сером хомячке (заражено 42,6 % зверьков), несколько ниже зараженность мышей: домовая (24,1 %), степной (17,7 %), малой лесной (12,7 %) и желтогорлой (9,0 %).

Зараженность эктопаразитами полевков, несмотря на обитание их в разных природных зонах, близка: у полевки алтайской, обитающей в горно-лесной зоне — 8,2 %; у общественной, обитателе открытого степных пространств, — 10,0 %. На остальных видах (белозубке малой, мышовке степной, суслике малом и хомячке обыкновенном) клещи единичны.

Клещи рода *Laelaps* — факультативные паразиты, и для них характерно живорождение, когда эмбриональное развитие завершается в яйце, находящемся в теле самки. Вид *L. algericus* в Крыму встречается повсеместно. Наиболее заражены клещами *L. algericus* виды степного комплекса: особенно — домовые мыши (33,4 %), на которых собрано 75,6 % всех особей. Далее по зараженности следуют — белозубка малая (12,3 %), полевка общественная (11,0 %) и мышь степная (8,7 %), реже клещи встречаются на лесной мыши малой (5,2 %), полевке алтайской (4,2 %), хомячке сером (1,4 %).

Отмечены существенные отличия в участии гамазид в паразитокомплексах в различных природных зонах. На Керченском полуострове *L. algericus* составляют 33,5 % от численности клещей в очесах, при средней зараженности мелких млекопитающих, равной 19,5 %, в то время как в степных районах эти показатели составили 8,6 % и 12,6 %, а в горнолесной зоне — 6,1 % и 7,3 %. Такое распределение клещей связано с распространением их основных хозяев — мышей домовых и курганчиковых, большинство из которых добыто нами в природных станциях именно на Керченском полуострове.

Доля вида *L. algericus* в очесах гамазид закономерно меняется по сезонам: она минимальна весной (8,8 %) и летом (9,3 %), максимальна — осенью (16,4 %) и зимой (17,7 %). Средняя зараженность грызунов по сезонам меняется несущественно: от 9,4 до 14,9 %.

Распространение *L. hilaris* ограничено горно-лесной зоной, где средняя зараженность мелких млекопитающих составила 2,6 % зверьков, а их доля в очесах — 1,5 %. Большая часть клещей (78,1 %) собрана с общественных полевков, зараженность которых составила 8,2 %, 15,6 % — с желтогорлых мышей (зараженность — 5,1 %), 6,3 % — с малых лесных мышей (0,4 %). Для численности клещей *L. hilaris*, паразитирующих на полевках в горном Крыму, характерна высотная зональность: в поясе лиственного смешанного леса этот эктопаразит практически не бывает массовым, то повыше, в летних и осенних сборах у границы букового леса с яйлой *L. hilaris* встречается на зверьков и в гнездах чаще и обильнее.

Laelaps agilis в Крыму встречается повсеместно на 8 видах ММ, хотя являются специфическими паразитами лесных и желтогорлой мышей, сопровождая их по всему ареалу (Брегетова, Колпакова, 1956). В Крыму 49,3 % особей паразитировали на желтогорлых мышах (зараженность — 62,2 %), второй по зараженности вид — обыкновенная полевка — 25,2 % (12,3 % собранных клещей), далее следуют: малая лесная (16,2 % и 28,8 % соответственно) и домовая (9,4 % и 8,2 %) мыши. На сером хомячке, степной мыши и малой белозубке отмечены единичные особи клещей *L. agilis*. Прослеживается четкая сезонная динамика зараженности грызунов, а также изменение доли *L. agilis* в очесах, что свидетельствует о преимущественном паразитировании вида в теплое время года.

Клещи *M. decumani* Tiraboschi — паразиты, развивающиеся в гнездах грызунов, в Крыму отмечены на 7 видах мелких млекопитающих. Самая высокая зараженность домовых мышей — 6,5 % (с них собрано 38,0 % клещей); меньше — желтогорлых (3,2 % и 6,2 %), малых лесных (2,8 % и 22,0 %) и степных (2,0 % и 26,0 %) мышей; минимальна зараженность отмечена у серого хомячка и малой белозубки.

Зараженность зверьков в степных районах составила 4,1 %, на Керченском полуострове — 2,6 %, в горнолесной зоне — 2,1 %. Доля вида в очесах составила на Керченском полуострове 1,7 %, в степной зоне — 1,3 %, в горно-лесной зоне — 0,9 %. Клещи *M. decumani* в летних очесах не обнаружены, осенью их доля в очесах составляла 0,7 % (зараженность зверьков — 2,5 %), зимой — 2,1 % (3,3 %), весной 1,5 % (3,8 %).

Гнездовой облигатный гематофаг *M. gigas* в лесном поясе находился в небольшом числе на мышах и их гнездах. В горном Крыму его можно характеризовать как обитателя лиственного леса, населяющего в основном гнезда желтогорлой мыши и отсутствующего на луговицах в гнездах алтайской полевки.

У факультативных паразитов рода *Haemogamasus* нормальное размножение возможно при смешанном питании. Вид *Hmg. nidi* встречается в Крыму повсеместно и обнаружен на 10 видах мелких млекопитающих. Зараженность алтайской полевки составила 46,4 % (с них собрано 25,4 % клещей), общественной полевки — 47,4 % (9,0 %), малой лесной мыши — 41,0 % (18,4 %), степной мышовки — 36,8 % (0,6 %), желтогорлой мыши — 34,0 % (11,5 %), домовой мыши — 22,0 % (10,5 %), малой белозубки — 16,5 % (2,1 %), серого хомячка — 13,5 % (1,2 %), малого суслика — 9,7 % (0,2 %). Приведенные выше данные показывают, что в Крыму *Hmg. nidi* предпочтения какому-либо виду прокормителей не оказывает. При этом в горно-лесной зоне зараженность мелких млекопитающих этим видом клещей составляет 36,7 %, доля вида в суммарном очесе клещей составляет 21,7 %; в степной — 29,9 % (16,8 %); на Керченском полуострове — 22,2 % (16,0 %).

Зараженность млекопитающих закономерно увеличивается по сезонам от лета до весны (23,6 — 25,4 — 27,7 — 37,0 %). Подобным образом изменяется и доля вида в очесах клещей (19,1 — 14,2 — 18,2 — 24,8 %) только с тем отличием, что минимум приходится на осень.

В Крыму особи вида *Hmg. hirsutosimilis* собраны только с желтогорлой мыши (зараженность 27,7 %, с них собрано 65,2 % экз.), малой лесной мыши (6,2 % и 29,9 %) и алтайской полевки (3,1 % и 5,8 %). Вид приурочен к грызунам горно-лесной зоны. Зараженность зверьков по сезонам менялась следующим образом: весной 3,1 % (доля в очесах — 2,1 %), летом — 9,8 % (3,5 %), осенью — 1,2 % (0,9 %).

Клещи *Hir. criceti* — специфические паразиты хомячков и сусликов, а в Крыму обнаружены на двух видах грызунов: сером хомячке, зараженность которых составила 2,8 % (очесано 97,3 % всех клещей) и малой лесной мыши 1,0 % (2,7 %). В очесах *Hir. criceti* отмечались на всей территории полуострова, но только в летне-осенний период — летом, зараженность грызунов составила 0,3 % (доля в очесах — 4,7 %), осенью — 0,5 % (1,0 %).

Клещи *H. musculi* — облигатные кровососы, распространены повсеместно, обнаружены на 5 видах грызунов: общественная полевка — зараженность 10,0 % (с них очесано 7,1 % клещей), серый хомячок — 6,4 % (9,5 %), мышь малая мышь — 4,4 % (33,3 %), мышь домовая — 2,5 % (38,1 %), степная мышь — 1,8 % (11,9 %). Доля зараженных грызунов в степных районах Крыма и горно-лесной зоне составила 1,5 % и 1,9 % соответственно, на Керченском полуострове она достигала 4,2 %.

Клещи *Pergamasus crassipes* обнаружены на 4 видах мышевидных грызунов из горно-лесной части полуострова: желтогорлой мыши (6,6 % зараженных зверьков), алтайской полевке (0,5 %), малой лесной мыши (0,2 %); единичные клещи отмечены и в экзоантропных поселениях домовой мыши (0,5 %). На малых лесных мышах, отловленных в горно-лесной зоне Крыма, найдены единичные особи клеща *Garmania pygmaeus*.

Роль эктопаразитов в эпизоотологии мелких млекопитающих Крыма

Роли эктопаразитов в эпизоотологии ММ в последние годы в Украине посвящен целый ряд работ (Коробченко, 2006; Підірка, 2010; Наглов, 2014; Зоря, 2015 и др.).

Эктопаразиты, являясь членами эктопаразитарных комплексов, способны при акте питания, вместе с высасываемой кровью хозяина получать возбудителей многих природно-очаговых инфекций, а при последующем питании — передавать их другому хозяину. Установлено, что иксодовые клещи являются переносчиками возбудителей клещевого энцефалита, клещевых боррелиозов, лихорадки КУ, туляремии, пироплазмоза, нуталиоза лошадей и др. инфекций. Блохи участвуют в распространении и хранении возбудителей чумы, туляремии, пастереллеза, сальмонеллезов, столбняка, геморрагической лихорадки, бруцеллеза, пневмококковой инфекции и ряда других. Гамазовые клещи своими укусами вызывают чесоткопо-

добные заболевания, а также способны переносить все группы возбудителей: Ку-лихорадки, туляремии, чумы, геморрагических лихорадок и др.

Важно и то, что блохи могут передавать возбудителей заболеваний не только непосредственно в кровяное русло хозяина во время кровососания, но и путем рассеивания микроорганизмов, например в микробиоте гнезда грызуна, выделяя их вместе с экскрементами. Выделенные микроорганизмы при попадании на поврежденную кожу или слизистые оболочки животных затем проникают вовнутрь их организма и вызывают заболевание.

Значение гамазид в природных экосистемах заключается в их способности поддерживать природные очаги трансмиссивных болезней, сохраняя длительное время возбудителей в своем организме, а также передавая их от одного позвоночного животного к другому. Именно клещи рода *Hirstionyssus*, вид *A. glasgowi* и др., являясь фоновыми и имеющие широкий круг хозяев, являются активными членом паразитарной системы, участвуя в гнездово-норовом пути циркуляции инфекций. Поэтому они наиболее важны в эпизоотологическом отношении как переносчики туляремийной инфекции от грызуна к грызуну, участвуя в малом круге циркуляции возбудителя (Нельзина, Барков, 1951; Нельзина и др., 1951).

Личинки краснотелковых клещей являются переносчиками возбудителей тромбидиоза, а также цуцугамуши (речной лихорадки).

Вши также являются специфическими переносчиками возбудителей ряда особо опасных инфекций человека и животных. Однако высокая специфичность их относительно хозяев ограничивает их значение в передаче инфекции между различными видами животных. Общеизвестно, что различные виды вшей участвуют в циркуляции возбудителей сыпного и возвратного тифов, чумы, туляремии, чумы свиней, сибирки и др. инфекций.

Природные очаги зоонозных инфекций в Крыму: эпизоотологический аспект

Именно экопаразитарные системы являются основой природных очагов зоонозных инфекций, а учение о природной очаговости, обоснованное Е. Н. Павловским (1964), является одним из важнейших разделов паразитоценологии и экологии в целом. Обзор природно-очаговых инфекций Крыма и их распространение на территории полуострова приведены нами ранее (Товпинец, Евстафьев, 2003; Евстафьев и др., 2006 и др.).

В основе явления природной очаговости лежит постоянная циркуляция возбудителей различных заболеваний в сообществах ММ, которые оказывают отрицательное влияние, как на жизнь отдельных особей животных, так и их сообществ в целом. При попадании возбудителя в кровь животного или в тело членистоногих-эктопаразитов, возникает сложный процесс распространения возбудителя в природе (в природно-очаговом биоценозе), который протекает на основе классической трехчленной паразитарной системы (Павловский, 1964; Беклемишев, 1970). При этом в природном очаге между его членами выявляется несколько уровней паразитизма: от генетического и клеточного (характерных для возбудителей инфекций) до организменного (характерного для эктопаразитов).

Основными элементами природно-очаговых экосистем, составляющих фундамент их структуры и слагающих первый (организменный) иерархический уровень, являются:

- 1) микропопуляции возбудителей (вирусов, риккетсий, боррелий и т.д.), находящиеся в отдельных особях их хозяев (млекопитающих, птиц и др.);
- 2) особи переносчиков (иксодовые, гамазовые, краснотелковые клещи, блохи и др. членистоногие-эктопаразиты);
- 3) прокормители эктопаразитов (те же млекопитающие, птицы и др.), многие из которых одновременно являются резервуаром патогенов.

Второй уровень иерархической организации природных очагов — популяционный. Паразитизм, лежащий в плоскости межпопуляционных связей, выступает как важный фактор регуляции численности популяций хозяев, исполняя роль отрицательной обратной связи в системе экологического гомеостаза.

Именно эпизоотический процесс, т.е. постоянная циркуляция возбудителя инфекции между их теплокровными хранителями с помощью членистоногих переносчиков, является в природном очаге процессом, интегрирующим элементы в систему.

В Крыму, где на сравнительно небольшой территории находятся экосистемы, различающиеся по рельефу, условиям увлажнения, особенностям климата, флористическому составу и т.д., что определило характерный состав его биоты, на основе которой сформировались разнообразные природно-очаговые экопаразитарные комплексы.

В их основе лежат популяции: а) микроорганизмов — возбудителей зоонозной инфекции; б) млекопитающих — носителей и хранителей возбудителя в природе; в) членистоногих-эктопаразитов — переносчиков и одновременно хранителей возбудителя. Для существования природного очага той или иной инфекции необходимо не только наличие этих трех компонентов очага, но и достаточная их численность и возможность постоянного их контакта, что обеспечивает постоянную циркуляцию возбудителя в очаге.

В настоящее время, на территории полуострова зарегистрированы очаги ряда вирусных, бактериальных и риккетсиозных зоонозных инфекций: туляремии, лептоспироза, кишечного иерсиниоза, псевдотуберкулеза, геморрагической лихорадки с почечным синдромом (ГЛПС), Крым-Конго геморрагической лихорадки, клещевого энцефалита, клещевого боррелиоза (Лайма), гранулоцитарного анаплазмоза, эрлихиоза, Ку-лихорадки, Марсельской лихорадки, бешенства и др. Рассмотрим некоторые из них.

Туляремия

В настоящее время природные очаги туляремии установлены на Керченском полуострове, в ряде районов степного Крыма и в Присивашье, а также в горнолесной зоне на территории Симферопольского и Бахчисарайского районов (Алексеев и др., 1996). Особо следует отметить многочисленные факты обнаружения антигена туляремийного микроба в костных остатках мелких млекопитающих из погадок хищных птиц (ушастой совы) в различных районах полуострова, а также обнаружение антител в крови мелких млекопитающих из синантропных и экзoантропных местообитаний.

Среди мелких млекопитающих, ведущую роль в поддержании эпизоотийного процесса в очагах туляремии степного типа играют курганчиковая мышь, общественная полевка и малая белозубка. В очагах лесного типа основным носителем является алтайская полевка. Во время разлитых эпизоотий в эпизоотийный процесс вовлекаются и другие виды мелких млекопитающих, а роль переносчиков возбудителя принадлежит комплексу эктопаразитов, включая иксодовых (*Hm. punctata*, *D. marginatus*) и гамазовых (*A. glasgovi*, *Hmg. nidi*) клещей и блох (*N. consimilis*, *N. mokrzecky*, *Am. rossica*).

Ведущую роль в эпидемиологии заболеваемости людей во всех типах очагов на территории Крыма играют зайцы. Эпизоотийная активность природных очагов туляремии имеет выраженную сезонность, и у нее нет четко выраженной периодичности. Таким образом, очаги туляремии в Крыму имеют хорошо выраженную полигостальность и поливекторность.

Лептоспироз

Анализ многолетней динамики заболеваемости людей лептоспирозом показал, что у 80 % больных выявлены антитела к лептоспирам тех серогрупп, носителями которых являются дикие и синантропные грызуны. Среди этой группы больных более половины заболели при контактах с возбудителем, циркулирующим исключительно среди серых крыс (серогруппа *Icterohaemorrhagiae*), как синантропных, обитающих в различных категориях объектов населенных пунктов, так и экзoантропных, населяющих берега различных водоемов. В отдельные годы рост заболеваемости людей совпадает с увеличением численности одного из основных носителей лептоспир серогруппы *Hebdomadis* — домовая мышь.

Природные очаги лептоспироза на территории Крыма функционируют в зоне интенсивного орошения на территории Краснопереконского, Раздольненского, Джанкойского, Нижнегорского, Советского и Кировского районов, а ведущую роль в поддержании очагов здесь

играют домовая мышь и серая крыса. Кроме того, по территории полуострова разбросаны разрозненные очаговые участки, приуроченные к речным долинам рек и крупным пресным водоемам. Здесь, в поддержании эпизоотийного процесса участвует целый комплекс обитающих вокруг таких водоемов сообществ мелких млекопитающих. Источником заражения человека обычно служат выделения грызунов и зараженная ими вода.

Клещевой энцефалит, клещевой боррелиоз

Природные очаги клещевого энцефалита и клещевых боррелиозы в Крыму приурочены к горно-предгорной ландшафтной зоне (Евстафьев, 2001, 2002). Это связано с тем, что ведущую роль в эпизоотологии этих инфекций играет клещ *Ixodes ricinus*, ареал которого приурочен именно к горнолесной зоне, и он изолирован обширными степными просторами от основной материковой части ареала. Реже возбудители клещевого энцефалита и клещевого боррелиоза могут циркулировать в очаге при участии других видов клещей, в частности *H. marginatus*, *D. reticulatus*, *D. marginatus*, *Hm. concinna*.

Основные хранители возбудителей этих зоонозов в очаге — мелкие млекопитающие: алтайская полевка, желтогорлая мышь и малая лесная мышь. Наиболее активны очаги — в весенне-летний период, что связано с особенностями биологии и экологии клещей. Установлено, что в одном хозяине или переносчике могут одновременно содержаться возбудители обеих отмеченных инфекций — это служит основой для возникновения у людей микст заболеваний клещевым энцефалитом и болезнью Лайма.

Кишечный иерсиниоз и псевдотуберкулез

Четко выраженной природной очаговости указанных инфекций на территории Крыма нет. Вместе с тем, в большинстве административных районов за все время наших наблюдений, среди мелких млекопитающих тринадцати видов (в среднем в 10–20 % случаев), выявлялась циркуляция возбудителя кишечного иерсиниоза.

Псевдотуберкулез в Крыму встречается сравнительно редко: единичные находки возбудителя регистрировали на территории Краснопереконского, Ленинского, Джанкойского, Нижнегорского, Раздольненского, Черноморского, Белогорского, Бахчисарайского районов. Основными носителями возбудителя в природе являются мыши: домовые рода *Mus*, малая лесная, степная и желтогорлая.

Лихорадки

Крымская геморрагическая лихорадка (ККГЛ). Основными переносчиками возбудителей ККГЛ являются пастбищные клещи *Hyalomma marginatus*, *D. marginatus*, *Ix. ricinus*. В Крыму природные очаги этой инфекции расположены главным образом в горно-предгорной зоне, т.е. зоне оптимума условий обитания указанных выше видов клещей включающих территорию Бахчисарайского, Симферопольского, Белогорского, Судакского районов и Большой Ялты (Маркешин и др., 1991).

Ку-лихорадка. Природные очаги данной нозологической формы и отдельные заболевания людей регистрировались на территории Севастополя и Бахчисарайского района. Кроме того, серологические находки (антитела к риккетсиям Бернета) среди клещей *H. marginatus* выявлялись в 1986 г. на территории Раздольненского района.

ГЛПС. Природные очаги этой инфекции расположены, главным образом, в зоне широколиственных лесов. Ведущую роль в поддержании очаговости играют обыкновенные полевки и различные виды эктопаразитов, в основном личиночно-нимфальные стадии иксодовых клещей. Наиболее активны очаги в летне-осенний период. На территории Крыма за все годы регистрации очаговости заболеваний людей не регистрировали.

Марсельская лихорадка. Основной ареал — причерноморские районы полуострова, а основные хранители возбудителя — собаки, они же и основные прокормители собачьих клещей *Rh. sanguineus* (основной переносчик возбудителя), но возможные хранители возбудителя в природе: ежи, суслики и другие дикие млекопитающие.

Природные очаги марсельской лихорадки в Крыму охватывают зону экологического оптимума клеща *Rh. sanguineus*. Для марсельской лихорадки, как природно-очаговой инфекции, характерна четко выраженная сезонная динамика заболеваемости людей, которая определяется сезонной активностью клещей.

Бешенство

Основной ареал — степной Крым, хотя локальные очаги регистрируются в горнолесной зоне и других местах полуострова. Хотя природные очаги бешенства в Крыму поддерживаются обыкновенной лисой, а также енотовидной собакой, волком, но возможно участие мелких млекопитающих в качестве хранителя возбудителя этой инфекции. Природные очаги активны на протяжении всего года с некоторым увеличением напряженности процесса в зимний период, а в эпизоотийный процесс нередко вовлекаются и другие животные, в том числе собаки, коты, домашний скот. Членистоногие участвуют в передаче возбудителей бешенства, как и лептоспироза, не принимают.

Устойчивость паразитарных систем

Как показали исследования различных природных очагов, устойчивость эконопаразитарных систем очень велика, о чем свидетельствует многовековой трудный опыт борьбы с инфекционными болезнями. Поэтому, полная ликвидация популяций возбудителей (а, следовательно, паразитарных систем) весьма проблематична и сомнительна даже для антропонозов, не говоря уже о зоонозах. Каковы же основные факторы, обеспечивающие высокую устойчивость паразитарных систем к внешним и внутренним возмущающим воздействиям, которые обеспечивают стабильное их функционирование во времени и пространстве?

Один из таких факторов — иерархическая организация паразитарных систем. Их изучение показывает, что устойчивость паразитарных систем разных уровней организации различна, при этом она возрастает от низших уровней к высшим. И действительно, ликвидация элементарной паразитарной системы вполне реальна (к примеру, излечение организма, т.е. ликвидация отдельного заболевания), тогда как уничтожение паразитарной системы биоэкологического уровня (т.е. взаимодействующие популяции паразита и хозяина, выражающаяся в заболеваемости в отдельном очаге или регионе), несравненно более трудная задача, практически неразрешимая.

Второй фактор устойчивости — гибкость паразитарных систем в структурном отношении, которая обеспечивается экологической пластичностью паразита. А выражается она в способности к использованию разных хозяев и к замещению одного хозяина другим при изменении по каким-то причинам их видового состава. При этом жесткая, однозначная связь возбудителя с конкретным хозяином в такой ситуации приводила бы к гибели паразитарной системы. С другой стороны, гибкость паразитарных систем обусловлена функционально, благодаря возможности разных схем циркуляции возбудителя, благодаря потенциальной множественности путей его передачи. Благодаря этому, при закрытии по какой-то причине одного канала передачи возбудителя, циркуляция его осуществляется по другому каналу.

Гетерогенность популяций паразита и хозяина — одно из решающих условий существования надорганизменных паразитарных систем, являясь важнейшей движущей силой эпизоотического процесса (Беляков, 1983; Беляков и др., 1987). Так, гетерогенность популяции паразита по признакам вирулентности и антигенной структуры, обеспечивает наиболее полную его адаптацию к различным и меняющимся в ходе взаимодействий условиям в организме отдельных хозяев, а по температурной устойчивости, питательным потребностям и пр. — к резко отличным от организма абиотическим условиям внешней среды.

Важную роль играет и гетерогенность популяции хозяина, к примеру, по признаку его чувствительности к возбудителю. Благодаря этому, в популяции основных носителей (например, туляремии), где от острой инфекции погибает большинство заразившихся особей, имеются отдельные особи с более низкой чувствительностью к возбудителю. Именно в их организме наблюдается персистенция и длительное выделение возбудителя (с мочой в случае с

туляреминым микробом), что может создавать дополнительные возможности для его циркуляции и сохранения в очаге (Олсуфьев и др., 1984).

Поэтому, для устойчивости паразитарных систем важна гетерогенность как популяции паразита, так и хозяина, расширяющая возможности циркуляции возбудителя в очаге и его сохранения в межэпизоотические периоды.

В тех случаях, когда активная циркуляция возбудителя по каким-то причинам затруднена или временно невозможна (например, при депрессии численности хозяев), сохранение паразитарной системы обеспечивает резервация паразита. Такие неблагоприятные периоды паразит может переживать как в отдельных особях хозяев, так и в объектах внешней среды, выполняющих своеобразную роль среды резервации. К настоящему времени процессы резервации патогенных микроорганизмов изучены хуже, чем их циркуляция, несмотря на важную роль процессов резервации возбудителей для устойчивости паразитарных систем, особенно принимая во внимание тот факт, что именно она нередко является наиболее уязвимым местом в популяционных циклах облигатных и факультативных паразитов.

Многочисленные данные эпизоотологических обследований позволяют констатировать, что на территории Крыма сложились и устойчиво функционируют разнообразные сочетанные, полиинфектные очаги с общностью паразитоценологических связей и различной сезонностью проявления.

Устойчивость паразитарных систем обеспечивает и многочисленность хозяев и полигостальность паразита за счет интенсивной циркуляции возбудителя в условиях высокой численности и разнообразия хозяев. Поэтому возбудители зоонозных инфекций в качестве хозяев используют в данной экосистеме наиболее многочисленных животных, например, грызунов. Именно их численность в экосистемах весьма неустойчива и способна колебаться в очень широких пределах, что обеспечивает периодическое возникновение разлитых эпизоотий и резкое возрастание численности возбудителей природно-очаговых зоонозов. Соответственно, большая численность возбудителя в очаге способствует повышению устойчивости паразитарной системы.

Таким образом, ликвидация природного очага зоонозной инфекций невероятно сложна, так как требует искоренения всех возможных резервуаров возбудителя и блокирования всех путей его циркуляции в очаге. Поэтому создание целостной картины структуры очага и регуляции активности отдельных компонентов и в целом всей системы природного очага даст в руки человека рычаг для предупреждения заболеваний природно-очаговыми инфекциями и воздействия на природные очаги.

Заключение

Анализ итогов тридцатилетнего исследования *Micromammalia* Крыма показал своеобразие фауны мелких млекопитающих и их эктопаразитов на территории полуострова, которая оказалась изолированной от материковой фауны на протяжении многих тысячелетий. Благодаря такому «островному» положению региона, а также наличию здесь разнообразных ландшафтов и природно-климатических зон, ареалы ряда видов оказались изолированными от основной материковой части популяций.

Изолированный ареал, ограниченный в основном горно-лесной зоной, расположенной на юге Крымского полуострова, характерен для малой куторы, малой бурозубки (насекомоядные), малой лесной и желтогорлой мышей, алтайской полевки (грызуны), *Amphypsylla rossica*, *Stenophthalmus proximus*, *St. wagneri*, *Palaeopsylla vartanovi* (блохи), *Laelaps hilaris*, *Haemogamasus hirsutosimilis*, *Hirstionyssus isabellinus* и др. (гамазовые клещи), *Ixodes ricinus*, *Dermacentor reticulatus*, *Haemaphysalis concina*, *Hm. inermis*, *Hm. caucasica* и др. (иксодовые клещи). Некоторые виды имеют локальный, весьма ограниченный по площади ареал, расположенный в степной зоне (как, например, мышовка степная и тушканчик большой).

Фаунистическое и природно-климатическое разнообразие Крыма и послужило основой для формирования на территории полуострова целого ряда природных очагов зоонозных ин-

фекций вирусной (клещевой энцефалит, геморрагические лихорадки, бешенство и др.), риккетсиозной (марсельская лихорадка и др.), бактериальной (туляремия, лептоспироз и др.) природы, в функционировании которых решающее значение имеют ряд видов *Micromammalia* и их эктопаразиты.

Благодарности

Настоящая работа выполнена на основе сборов полевых материалов, в которых активное принимали участие зоологи Н. Н. Товпинец, А. Ф. Алексеев, В. И. Чирный, А. И. Дулицкий и др. Большую помощь в подготовке публикации оказал И. В. Загороднюк. Всем перечисленным коллегам автор выражает искреннюю благодарность.

Література • References

- Алексеев, А. Ф., Чирный, В. И., Богатырева, Л. М. и др.* Особенности эпизоотий туляремии в Крыму // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 1996. № 6. С. 28–32.
- [*Alekseev, A. F., Chirnyi, V. I., Bogatyreva, L. M., et al.* Features of epizootics of tularemia in the Crimea // Journal of Microbiology, Epidemiology and Immunology. 1996. Is. 6. P. 28–32. (in Rus.)]
- Беклемішев, В. Н.* Возбудители болезней, как члены биоценозов // Зоол. журнал. 1956. Том 35, № 12. С. 1765–1779.
- [*Beklemishev, V. N.* Pathogens of diseases as members of biocenoses // Zool. journal. 1956. Vol. 35, No. 12. P. 1765–1779. (in Rus.)]
- Беклемішев, В. Н.* Биоценологические основы сравнительной паразитологии. Москва, 1970. 502 с.
- [*Beklemishev, V. N.* Biocenological basics of comparative parasitology. Moscow, 1970. 502 p. (in Rus.)]
- Беляков, В. Д.* Проблема саморегуляции паразитарных систем и механизм развития эпидемического процесса // Вестник АМН СССР. 1983. № 5. С. 3–9.
- [*Belyakov, V. D.* The problem of self-regulation of parasitic systems and the mechanism of the development of the epidemic process // Bulletin of the Academy of Medical Sciences of the USSR. 1983. No. 5. P. 3–9. (in Rus.)]
- Беляков, В. Д., Голубев, Д. Б., Каминский, Г. Д., Тец, В. В.* Саморегуляция паразитарных систем: молекулярно-генетические механизмы. Ленинград : Медицина, 1987. 240 с.
- [*Belyakov, V. D., Golubev, D. B., Kaminsky, G. D., Tets, V. V.* Self-Regulation of Parasitic Systems: Molecular Genetic Mechanisms. Leningrad : Meditsina, 1987. 240 p. (in Rus.)]
- Брежетова, Н. Г.* Гамазовые клещи (Gamazoidea). Определители по фауне. Москва, Ленинград : Академия наук СССР, 1956. 247 с.
- [*Bregetova, N. G.* Gamasid mites (Gamazoidea). Identification keys to the fauna. Moscow, Leningrad : USSR Academy of Sciences, 1956. 247 p. (in Rus.)]
- Брежетова, Н. Г., Колпакова, С. А.* Гамазовые клещи (Parasitiformes, Gamasoidea) — паразиты мелких мышевидных грызунов и обитатели их гнезд в дельте Волги // Паразитол. сборник / ЗИН АН СССР. Ленинград, 1956. Том 16. С. 184–197.
- [*Bregetova, N. G., Kolpakova, S. A.* Gamasid mites (Parasitiformes, Gamasoidea) as parasites of small mouse-like rodents and inhabitants of their nests in the delta of the Volga // Parazitol. Collection / Zoological Institute of the USSR Acad. Sci. Leningrad, 1956. Vol. 16. P. 184–197. (in Rus.)]
- Брудастов, А. Н.* Вопросы стиля мышления в паразитологии // Паразитология на начальном этапе : Труды II Весесоюз. съезда паразитологов. Киев : Наукова думка, 1985. С. 51–59.
- [*Brudastov, A. N.* Questions of the style of thinking in parasitology // Parasitocenology at the Initial Stage : Proceedings of the Second All-Union Congress of Parasitologists. Kyiv : Naukova Dumka, 1985. P. 51–59. (in Rus.)]
- Ващенко, В. С.* Гонотрофические отношения у блох (Aphaniptera) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград, 1967. 19 с.
- [*Vaschenok, V. S.* Gonotrophic relations in fleas (Aphaniptera): Authoref. Dissert. ... Cand. Biol. Sci. Leningrad, 1967. 19 p. (in Rus.)]
- Вишников, Ф. Н.* К биологии клеща *Ixodes redikorzevi redikorzevi* Olen. в условиях Крыма // Збірник праць зоологічного музею. Киев, 1957. Вип. 28. С. 105–107.
- [*Vshnikov, F. N.* To the biology of the tick *Ixodes redikorzevi redikorzevi* Olen. under conditions of the Crimea // Zbirnyk Prats zoologichnoho museiu. Kyiv, 1957. Is. 28. P. 105–107. (in Rus.)]
- Вишников, Ф. П., Скалон, О. И.* Блохи (Suctoria) Крыма // Труды Научно-исслед. противочумного ин-та Кавказа и Закавказья, Ставрополь, 1961. Вып. 5. С. 138–155.
- [*Vshnikov, F. P., Skalon, O. I.* Fleas (Suctoria) of Crimea // Proceedings of the Anti-Plague Research Institute of the Caucasus and Transcaucasia. Stavropol, 1961. Is. 5. P. 138–155. (in Rus.)]
- Евстафьев, И. Л.* Блоха *Palaeopsylla vartanovi* Joff (Siphonaptera) в фауне Крыма // Вестник зоологии. 1990. № 1. С. 58.
- [*Evstafiev, I. L.* Flea *Palaeopsylla vartanovi* Joff (Siphonaptera) in the fauna of the Crimea // Vestnik zoologii. 1990. Is. 1. P. 58. (in Rus.)]
- Евстафьев, И. Л.* Эктопаразитофауна // Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы. Симферополь: Сонат, 1999. С. 119–122.
- [*Evstafiev, I. L.* Ectoparasitofauna // Biological and Landscape Diversity of the Crimea: Problems and Perspectives. Simferopol: Sonat, 1999. P. 119–122. (in Rus.)]
- Евстафьев, И. Л.* Системный подход к изучению природных очагов инфекций Крыма // Экология регионов и здоровье населения: теория и практика. Матер. Респ. конф. Симферополь. 2000. С. 104–106.
- [*Evstafiev, I. L.* System approach to the study of natural foci of infections in Crimea // Ecology of Regions and Public Health: Theory and Practice. Mater. Rep. Conf. Simferopol. 2000. P. 104–106. (in Rus.)]
- Евстафьев, И. Л.* Итоги двадцатилетнего изучения клещевого энцефалита в Крыму // ЖМЭИ (Москва). 2001. № 2. С. 111–114.
- [*Evstafiev, I. L.* Results of a twenty-year-long investigation of tick-born encephalitis in Crimea // Journal of Microbiology and Epidemiology. Moskva, 2001. No. 2. P. 111–114. (in Rus.)]
- Евстафьев, И. Л., Товпинец, Н. Н.* *Rhipicephalus sanguineus* (Ixodidae) в Крыму: экологические и эпизоотологические аспекты // Вестник зоологии. 2002. № 4. С. 85–91.

- Евстафьев, И. Л. Экология желтогорлой мыши *Sylvaeus tauricus* (= *flavicollis*) в Крыму // Вестник зоологии. 2004. Том 38, № 4. С. 39–46.
- Евстафьев, И. Л., Товпинец, Н. Н., Леженцев, Б. Н. и др. Териофауна и природно-очаговые инфекции в Крыму // Праці Теріологічної Школи. 2006. Вип. 8. С. 157–159. [Evstafiev, I. L., Tovpinets, N. N., Lezhentsev, B. N. et al. Mammal fauna and zoonotic infections in // Proceedings of the Theriological School. 2006. Vol. 13. P. 20–34. (in Rus.)]
- Евстафьев, И. Л. Итоги тридцатилетнего изучения мелких млекопитающих Крыма. Часть 1. Введение, состав фауны, ареалы // Праці Теріологічної школи. 2015. Том 13. С. 20–34. [Evstafiev, I. L. Results of a 30-years-long investigation of small mammals in Crimea. Part 1. Introduction, fauna composition, ranges // Proceedings of the Theriological School. 2015. Vol. 13. P. 20–34. (in Rus.)]
- Евстафьев, И. Л. Итоги тридцатилетнего изучения мелких млекопитающих Крыма. Часть 2. Экология видов // Праці Теріологічної школи. 2016. Том 14. С. 103–120. [Evstafiev, I. L. Results of a 30-years-long investigation of small mammals in Crimea. Part 2. Ecology of species // Proceedings of the Theriological School. 2016. Vol. 14. P. 103–120. (in Rus.)]
- Евстафьев, И. Л. Хвороба Лайма — эпизоотологичний аспект // Інфекційні хвороби. Тернопіль. 2002. № 4. С. 73–76. [Evstafiev, I. L. Lyme disease — an epizootological aspect // Infectious Diseases. Ternopil, 2002. Is. 4. P. 73–76. (in Rus.)]
- Зоря, О. Дрібні ссавці як основні носії збудників геморагічної гарячки з нирковим синдромом на території Харківської області // Праці Теріологічної Школи. 2015. Том 13. С. 87–90. [Zorya, O. Small rodents as the main transmitting vectors of the hemorrhagic fever with renal syndrome in the Kharkiv oblast // Proceedings of the Theriological School. 2015. Vol. 13. P. 87–90. (in Ukr.)]
- Земская, А. А. Гамазовые клещи как переносчики возбудителей болезней // Зоол. журнал. 1967. Том 46, вып. 12. С. 1771–1784. [Zemskaya, A. A. Gamasid ticks as vectors of pathogens // Zool. zhurnal. 1967. Vol. 46, No. 12. P. 1771–1784. (in Rus.)]
- Кормилицина, В. В., Завалева, Д. Д. О паразитофауне желтогорлой и лесной мышей Горного Крыма // Комплексная охрана растений и животных на заповедной территории Крыма. Симферополь: Таврия, 1972. С. 72–78. [Kormilitsina, V. V., Zavaleeva, D. D. About parasitofauna of yellow-necked and wood mice of the Mountain Crimea // Complex Protection of Plants and Animals in the Protected Territory of the Crimea. Simferopol: Tavrira, 1972. P. 72–78. (in Rus.)]
- Коробченко, М. Экология природно-огнищевых инфекций за участю ссавців на Луганщині // Праці Теріологічної Школи. Вип. 7. 2006. С. 276–290. [Korobchenko, M. Ecology of feral herd infections with participation of mammals in the Luhansk province // Proceedings of the Theriological School. 2006. Vol. 7 (Mammal Fauna of Eastern Ukraine). P. 276–290. (in Ukr.)]
- Литвин, В. Ю. Природный очаг инфекции как экологическая система (функциональный анализ и моделирование процессов): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Москва, 1979. 40 с. [Litvin, V. Yu. Natural site of infection as an ecological system (functional analysis and modeling of processes): Authoref. Diss. ... Dr. Biol. Sci. Moskva, 1979. 40 p. (in Rus.)]
- Маркешин, С. Я., Смирнова, С. Я., Евстафьев, И. Л. Оценка состояния природных очагов Крымской-конго геморрагической лихорадки в Крыму // Журнал микробиол. 1991. № 9. С. 47–50. [Markeshin, S. Ya., Smironova, S. Ya., Evstafiev, I. L. Estimation of the state of natural foci of the Crimean-Congo hemorrhagic fever in the Crimea // Zhurn. Microbiol. 1991. No. 9. P. 47–50. (in Rus.)]
- Мельникова, Т. Г. О развитии и распространении клеща *Dermacentor marginatus* Sulz в условиях горно-лесного Крыма // Зоол. журнал. 1961. Том 10, вып. 6. С. 713–717. [Melnikova, T. G. On the development and distribution of the tick *Dermacentor marginatus* Sulz in a mountain forest of the Crimea // Zool. Journal. 1961. Vol. 10, No. 6. P. 713–717. (in Rus.)]
- Наумов, Р. Л. О сползании клещей с грызунов // Зоол. журнал. 1958. Том 37, вып. 7. С. 1100–1101. [Naumov, R. L. On the creeping of mites from rodents, Zool. Journal. 1958. Vol. 37, Is. 7. P. 1100–1101. (in Rus.)]
- Наглов, В. А. Значение видов мелких млекопитающих в эпизоотиях туляремии на территории Харьковской области // Праці Теріологічної Школи. 2014. Том 12. С. 47–55. [Naglov, V. A. The importance of small mammals in epizootic events of tularaemia in the Kharkiv region // Proceedings of the Theriological School. 2014. Vol. 12. P. 47–55. (in Rus.)]
- Нельзина, Е. Н., Барков, И. П. Носительство туляремийного микроба *B. tularensis* некоторыми видами гамазовых клещей в естественных условиях // Доклады АН СССР (нов. серия). 1951. Том 78, № 4. С. 829–831. [Nelzina, E. N., Barkov, I. P. Bearing of the tularaemia microbe *B. tularensis* by some species of gamasid mites under natural conditions // Reports of the Academy of Sciences of the USSR (New series). 1951. Vol. 78, No. 4. P. 829–831. (in Rus.)]
- Нельзина, Е. Н., Романова, В. П., Данилова, Г. М., Соколова, К. С. О роли гамазовых клещей рода *Hirstionyssus* в природных очагах туляремии // Мед. паразитология и паразитарные болезни. 1957. № 3. С. 326–333. [Nelzina, E. N., Romanova, V. P., Danilova, G. M., Sokolova, K. S. On the role of gamasid mites of the genus *Hirstionyssus* in natural foci of tularaemia // Med. Parasitology and Parasitic Diseases. 1957. No. 3. P. 326–333. (in Rus.)]
- Олсуфьев, Н. Г. К экологии лугового клеща *Dermacentor pictus* Henn., о происхождении его очагов и путях их ликвидации в средней полосе Европейской части РСФСР // Вопросы краевой, общей, экспериментальной паразитологии и мед. зоологии. Москва, 1953. Том 8. С. 49–98. [Olsufyev, N. G. To the ecology of the meadow tick *Dermacentor pictus* Henn., about the origin of its foci and ways of their elimination in the middle belt of the European part of the RSFSR // Questions of Regional, General, Experimental Parasitology and Medical Zoology. Moskva, 1953. Vol. 8. P. 49–98. (in Rus.)]
- Олсуфьев, Н. Г., Шлыгина, К. Н., Ананова, Е. В. О персистенции возбудителя туляремии в организме высокочувствительных грызунов при пероральном заражении // Журнал гиг., эпидемиол., микробиол., иммунол. (Прага). 1984. Том 28, № 4. С. 453–466. [Olsufyev, N. G., Shlygina, K. N., Ananova, E. V. On the persistence of the pathogen of tularaemia in the organism of high-sensitivity rodents during oral infection // Zhurn. of hygiene, Epidemiology, Microbiology, Immunology (Prague). 1984. Vol. 28. No. 4. P. 453–466. (in Rus.)]
- Павловский, Е. Н. Природная очаговость трансмиссивных болезней в связи с ландшафтной эпидемиологией зооантропозов. Москва, Ленинград: Наука, 1964. 211 с. [Pavlovsky, E. N. The Natural Focality of Vector-Borne Diseases in Connection with the Landscape Epidemiology of Zooanthroposes. Moskva, Leningrad: Nauka, 1964. 211 p. (in Rus.)]

- Підірка І.* Динаміка епізоотії сказу 1998–2009 років у Черкаській області // Праці Теріологічної школи. 2010. Вип. 10 (Моніторинг теріофауни). С. 84–87.
 [Pidiirka, I. Dynamics of rabies epizootic of 1998–2009 in the Cherkasy oblast // Proceedings of the Theriological School. 2010. Vol. 10 (Monitoring of Mammal Fauna). P. 84–87. (in Ukr.)]
- Рубцов, И. А.* Симбиогенез и его значение для эволюции. Паразитология на начальном этапе // Труды II Всесоюзного съезда паразитологов. Киев : Наукова думка, 1985. С. 191–200.
 [Rubtsov, I. A. Symbiogenesis and its significance for evolution. Parasitocenology at the initial stage // Proceedings of the Second All-Union Congress. Congress of Parasitologists. Kyiv: Naukova Dumka, 1985. P. 191–200. (in Rus.)]
- Соснина, Е. Ф., Королева, Е. В.* Гамазовые клещи массовых мышевидных грызунов лесного пояса горного Крыма // Паразитол. сборник. Ленинград : Наука, 1980. Том 29. С. 143–158.
 [Sosnina, E. F., Koroleva, E. V. Gamasid mites of abundant mouse-like rodents of the forest belt of mountainous Crimea // Parasitological collection. Leningrad : Nauka, 1980. Vol. 29. P. 143–158. (in Rus.)]
- Соснина, Е. Ф.* Мышевидные грызуны как прокормители иксодовых клещей в лесном поясе горного Крыма // Паразитология. 1969. Том 3, вып. 6. С. 505–509.
 [Sosnina, E. F. Mouse-like rodents as feeders of ixodid mites in the forest belt of the mountainous Crimea // Parasitologia. 1969. Vol. 3, No. 6. P. 505–509. (in Rus.)]
- Соснина, Е. Ф.* Зараженность вшами массовых мышевидных грызунов в лесном поясе горного Крыма // Паразитология. 1970. Том 4, вып. 4. С. 371–374.
 [Sosnina, E. F. Lice infestation of abundant rodents in the forest belt of mountainous Crimea // Parasitologia. 1970. Vol. 4, No. 4. P. 371–374. (in Rus.)]
- Соснина, Е. Ф.* Зараженность блохами массовых мышевидных грызунов в лесном поясе Горного Крыма // Паразитология. 1973. Том 7, вып. 1. С. 31–35.
 [Sosnina, E. F. Flea infestation of abundant rodents in the forest belt of the Crimean Mountains // Parasitologia. 1973. Vol. 7, No. 1. P. 31–35. (in Rus.)]
- Соснина, Е. Ф.* Паразиты слепых детенышей обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pall. в лесном поясе горного Крыма // Паразитология. 1968. Том 2, вып. 5. С. 415–420.
 [Sosnina, E. F. Parasites of the blind young of the common vole *Microtus arvalis* Pall. in the forest belt of mountainous Crimea // Parasitologia. 1968. Vol. 2, No. 5. P. 415–420. (in Rus.)]
- Соснина, Е. Ф.* Опыт биоценотического анализа комплекса членистоногих, обнаруживаемых на грызунах // Паразитол. сборник / ЗИН АН СССР. 1967. Том 23. С. 61–99.
 [Sosnina, E. F. Experience in the biocenotic analysis of a complex of arthropods found on rodents // Parazitol. Collection / Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences. 1967. Vol. 23. P. 61–99. (in Rus.)]
- Товпинец, Н. Н., Евстафьев, И. Л.* Природная очаговость зоонозных инфекций в Крыму: эпизоотологический и эпидемиологический аспекты // Вопросы развития Крыма. Симферополь : Таврия-Плюс, 2003. С. 94–104.
 [Tovpinets, N. N., Evstafiev, I. L. Natural focality of zoonotic infections in the Crimea: epizootic and epidemiological aspects // Problems of Development of the Crimea. Simferopol : Tavria-Plus, 2003. P. 94–104. (in Rus.)]