

REVIEW ARTICLES

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

ОХРАНА ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ВИДОВ ЖИВОТНЫХ:
ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫМ. В. Орлова^{1,2}, О. Л. Орлов^{1,3}¹Тюменский государственный университет, Россия²Национальный исследовательский Томский государственный университет, Россия
e-mail: masha_orlova@mail.ru³Уральский государственный медицинский университет, Россия
e-mail: o_l_orlov@mail.ru

Поступила: 16.09.2018. Исправлена: 04.02.2019. Принята к опубликованию: 07.02.2019.

Паразитизм – широко распространенная в живой природе стратегия. Однако, несмотря на обилие паразитических видов, многие аспекты их биологии (включая численность, уязвимость, возможность вымирания и необходимость охраны) остаются неизученными. Паразиты достаточно негативно воспринимаются, в том числе, и членами научного сообщества, что препятствует осознанию важности роли паразитических видов в биосфере. В нашем обзоре представлен современный взгляд на экологическую, научную и прикладную значимость паразитов, проблему сохранения их биоразнообразия и пути ее решения. Согласно проведенному обзору значительного объема литературы, паразитизм не рассматривается как однозначно негативное явление, а паразиты признаются значимыми компонентами экосистемы наравне со свободноживущими видами. Обсуждаются перспективы и масштабы со-вымирания паразитов вместе с хозяевами и возможные последствия данного явления. Также предложены рекомендации по охране паразитов на территории Российской Федерации, в частности, присвоению нескольким видам эктопаразитов статуса охраняемых видов.

Ключевые слова: паразиты, со-вымирание, сохранение биоразнообразия, уязвимые виды

Точные масштабы биоразнообразия паразитов по-прежнему являются предметом дискуссий, однако наиболее вероятно, что примерно половина всех известных видов живых организмов (а по мнению некоторых исследователей (Windsor, 1998) – даже большинство) – паразитические. Как бы то ни было, видов, свободных от паразитов, в природе не существует: каждый из известных на сегодняшний день науке видов организмов является хозяином одного либо нескольких видов-паразитов.

Недавние исследования пищевых сетей показывают, что 75% связей в них включают видов-паразитов. Эти связи имеют жизненно важное значение для регулирования численности хозяев. Таким образом, паразиты – не только наиболее распространенная форма жизни на Земле, но и необходимый компонент устойчивой экосистемы. Это означает, что исчезновение паразитов может иметь обширные и непредвиденные последствия, которые повлияют на состояние и численность значительного количества свободноживущих видов (Dobson et al., 2008).

Однако, несмотря на это, до недавнего времени специалистами не уделялось достаточно-

го внимания аспектам, связанным с вымиранием данной группы организмов. На сегодняшний день в литературе можно найти упоминания крайне малого количества фактов сокращения численности или вымирания паразитов, главным образом из-за трудностей, связанных с изучением этих процессов в природе.

Понятие «паразит»

В данной работе понятие «паразит» использовано нами в том значении, которое вкладывал в него Догель (1947): «Паразиты – это такие организмы, которые используют другие живые организмы в качестве источника пищи и среды обитания, возлагая при этом частично или полностью на своих хозяев задачу регуляции своих взаимоотношений с окружающей внешней средой». Таким образом, в данную категорию нами отнесены как макропаразиты (гельминты, членистоногие, позвоночные), так и паразитические микроорганизмы (простейшие, бактерии), а также представители неклочных форм жизни – прежде всего, вирусы, которые, не имея собственного метаболизма, в процессе жизнедеятельности эксплуатируют живые организмы.

Роль паразитов в экосистеме

Несмотря на то, что роль паразитов в природных экосистемах изучается уже более полувека, наиболее интенсивный этап исследования паразито-хозяйинных взаимодействий приходится на последние 30 лет. Осознание значимости роли паразитов в экосистеме противоречит интуитивному представлению большинства ученых о данной группе животных. В научной литературе можно встретить утверждение, что паразиты реализуют в экосистемах функции, подобные тем, которые выполняют хищники; например, контроль численности популяций хозяев (Беклемишев, 1970; Minchella & Scott, 1991; Combes, 1996; Raffel et al., 2008), а коэволюционные стратегии паразитов, направленные на максимальную адаптацию к хозяину, сходны с процессами, наблюдаемыми в парах «хищник – жертва» (Dawkins & Krebs, 1979). Между тем, помимо сходства, существуют также фундаментальные различия между паразитами и хищниками, наиболее очевидным из которых являются размерные: хищники обычно крупнее своих жертв (Cohen et al., 1993), в то время как паразиты, как правило, существенно мельче, чем их хозяева (Combes, 2005). Кроме того, существует ряд принципиальных экологических отличий. Так, в самом широком экологическом смысле хищничество представляет собой основную силу, обеспечивающую передвижение энергии и массы в экосистеме, поскольку хищник за свою жизнь, как правило, уничтожает (поедает) значительное количество жертв, в то время как паразит использует одного, реже нескольких хозяев. Хищники ловят и умерщвляют организмы зачастую (хотя и не всегда) менее эволюционно продвинутых групп, в то время как хозяевами паразитов в большинстве случаев выступают более высокоразвитые организмы. В отличие от хищника, целью паразита является не уничтожение хозяина, а адаптация к нему (снижение патогенности и т.п.). Взаимное приспособление паразита и хозяина может привести к формированию устойчивых симбиотических (в ряде случаев мутуалистических) связей. Таким образом, паразито-хозяйинные отношения вносят существенный вклад в эволюционный процесс.

Большинство исследований паразитов диких животных традиционно были посвящены изучению паразитических сообществ в популяциях хозяев, наблюдению за хозяйственно или медицински значимыми паразитами, оценке риска заболевания при построении долгосрочных перспектив популяций хозяина и т.п. (Riley

et al., 2004; Clifford et al., 2006; Pedersen et al., 2007; Hamer et al., 2012). Реже в статьях обсуждались экологические и эволюционные последствиями формирования ассоциаций «паразит – хозяин» (Gompper & Williams, 1998). Однако недавние исследования (в частности, Hudson et al., 2006) продемонстрировали, что именно эти отношения являются принципиально важным фактором устойчивости экосистемы.

В небольших пространственных масштабах паразиты способны модулировать конкурентные взаимодействия между видами хозяев. Например, именно участие парапоксвируса белок (SPPV, Poxviridae), вероятно, объясняет экологический успех интродукции каролинских белок *Sciurus carolinensis* Gmelin, 1788 в Великобритании (Tompkins et al., 2002). Нематоды могут обуславливать совместное обитание (либо его невозможность) некоторых видов птиц (Tomпkins et al., 2001) и млекопитающих. В частности, в США менингеальный червь оленей *Parelaphostrongylus tenuis* Dougherty, 1945 становится причиной высокой смертности интродуцированных благородных оленей *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758 в местах их симпатрии с белохвостыми оленями *Odocoileus virginianus* Zimmermann, 1780, выполняя таким образом своего рода охранную функцию для последних (Bender et al., 2005).

Эксплуатируя тела своих хозяев в качестве источника пищи, паразиты заставляют их менять свой энергетический баланс (Thomas et al., 2009), таким образом влияя на физиологические параметры хозяина даже при отсутствии клинических признаков инфекции (Hudson et al., 2002).

Паразитарная инвазия также может определять репродуктивное поведение (например, вызывая выкидыши или бесплодие). Паразитические кастраторы переключают метаболизм хозяина на обслуживание собственной репродукции, меняя этим плотность видов-хозяев (Lafferty & Kuris, 2009). Паразиты могут также участвовать в формировании закономерностей распределения животных в больших пространственных масштабах. Об этом свидетельствует пример с появлением и последующим исчезновением вируса чумы крупного рогатого скота в Восточной Африке, резко изменившего структуру экосистемы и плотность популяции копытных (Thomas et al., 2005). Последствия эпидемий чумы крупного рогатого скота для крупномасштабных экосистемных процессов (например, динамики лесных пожаров и экологии древесной растительности в целом) по-

прежнему заметны, например, в экосистеме национального парка Серенгети (Holdo et al., 2009). В конечном итоге воздействие паразитов на репродуктивные возможности хозяина (Schwanz, 2008), его рост (Gorrell & Schulte-Hostedde, 2008) и активность (Robar et al., 2010) фактически обобщается влиянием на всю организацию сообществ и биосферы.

Паразиты также выступают инструментом естественного отбора, воздействуя на различные параметры хозяина: от фенотипического полиморфизма и вторичных половых признаков до наличия/отсутствия полового размножения (Wegner et al., 2003; Lively et al., 2004; Blanchet et al., 2009). Это влияние, направленное, в конечном итоге, на репродуктивную изоляцию и видообразование хозяина, приводит к увеличению биоразнообразия (Summers et al., 2003).

Паразиты широко и разнообразно представлены в экосистемах (Poulin & Morand, 2004), по мнению Kuris et al. (2008) часто являясь в них доминантами по биомассе. Они присутствуют во всех пищевых сетях (Amundsen et al., 2009; Dunne et al., 2013), а паразиты со сложными жизненными циклами часто эксплуатируют хозяев разных трофических уровней, при этом повышая стабильность всей сети за счет увеличения и усложнения связей в ней (Lafferty et al., 2006). Исходя из вышесказанного, такие параметры, как разнообразие и обилие паразитов, могут выступать маркерами состояния экосистемы (Hudson et al., 2006; Kuris et al., 2008).

Таким образом, на сегодняшний день учеными получены многочисленные свидетельства экологической и эволюционной значимости биоразнообразия паразитов, игнорировать которые было бы недальновидно. Паразитические виды представляют собой не только основную составляющую биоразнообразия Земли, но и важную регулирующую силу в экосистемах.

Научная значимость паразитов

Паразитологические исследования организмов способны предоставить обширную и разнообразную информацию, касающуюся видов-хозяев. Кроме того, изучение паразитов часто является малотравматичным для их хозяев. Поэтому оно приобретает особенную актуальность в случаях, когда объектом изучения выступает охраняемая группа организмов. Ниже приведены задачи, решение которых может осуществляться с использованием данных по паразитофауне изучаемых видов.

Определение векторов расселения инвазивных видов

Со-интродуцированные виды (co-introduced species) паразитов представляют большой интерес как источники информации о происхождении и расселении инвазивных видов хозяев. Прежде всего это касается рыб – Gaither et al. (2013) и некоторых водорослей – Meusnier et al. (2001). Так, Reshetnikov et al. (2011, 2017) указывают, что паразитологические исследования могут служить подтверждением данных об источниках инвазий ротана-головешки *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae) (вид-вселенца для территории Западной Палеарктики) в Европейской части России. В частности, данным коллективом авторов установлено, что появление ротана в бассейне р. Ока стало следствием, по крайней мере, двух различных эпизодов вселения (Reshetnikov et al., 2017).

Выявление рас и криптических видов у хозяев

Канадские исследователи Jerome & Ford (2002a,b) обнаружили, что важную роль в дивергенции североамериканских омел рода *Arceuthobium* (Viscaceae) сыграло паразитирование на разных хозяевах. Это можно наблюдать и у ряда других паразитических растений (*Viscum album* L., *Phoradendron californicum* Nutt.) (Musselman & Parker, 1981; Glazner et al., 1988; Norton & Carpenter, 1998; Zuber & Widmer, 2000). Результаты исследования показали, что большая часть популяций *Arceuthobium americanum* Nutt. ex A. Gray принадлежит трем генетическим расам. Эти расы имеют практически не перекрывающиеся ареалы (за исключением зоны гибридизации в провинции Альберта на юго-западе Канады), и каждая из них паразитирует на отдельном таксоне хозяина. Причем авторами было выявлено наличие двух рас и у одного из видов хозяев – сосны скрученной *Pinus contorta* Douglas ex Loudon (*murrayana* и *latifolia*), на каждой из которых паразитирует самостоятельная раса омелы. По мнению авторов, вполне возможно, что *A. americanum* через образование гостальных рас в будущем претерпит и видообразование, если поток генов между тремя расами по-прежнему будет ограничен, и разовьется репродуктивная изоляция.

Нами ранее было показано, что сборы паразитических мух-никтебиид (Diptera: Nycteribiidae) позволяют разделять криптические виды летучих мышей и определять видовую принадлежность летучих мышей-хозяев по имеющимся сборам эктопаразитов многолетней давности (в

случае отсутствия коллекционных экземпляров самих летучих мышей) (Orlova et al., 2013).

Изучение эволюционной истории хозяев

Исследователи уже довольно длительное время предлагают использовать паразитологические данные для реконструкции эволюционной истории хозяина (von Ihering, 1891, 1902; Fahrenholz, 1913; Eichler, 1942; Hugot, 1999; Wirth et al., 2005). Ключевым постулатом данного метода стало предположение, что паразиты передаются вертикально, от родителей к потомкам (Clay, 1949; Page, 2003). Следующим важным пунктом является наблюдение, что морфологическая эволюция у паразитов протекает медленнее, чем у их хозяев (Klassen, 1992). Паразиты могут, таким образом, нести некоторые консервативные признаки. Это дает возможность использовать их в качестве биологических меток, как это было показано Ayala & Hutchings (1974) при исследовании кровяных паразитов галапагосских рептилий. За промежуток времени, в течение которого пара видов-двойников хозяев, возможно, претерпела значительные морфологические изменения по мере отдаления от их общего предка, пара их специфических паразитов, возможно, сохранит архаичные признаки, которые будут полезны при изучении их эволюционной истории (и, как следствие, эволюционной истории их хозяев).

Генетическая информация широко используется для реконструкции филогении организмов. Поскольку паразит имеет общую с хозяином эволюционную историю, данные молекулярно-генетических исследований некоторых симбионтов (паразитов либо мутуалистов) могут дополнять данные молекулярно-генетических исследований их хозяев. Таким образом, постоянный паразит может являться ресурсом дополнительной информации, и его данные позволяют более корректно реконструировать историю хозяев. Ряд исследований свидетельствует, что ДНК некоторых паразитов в целом эволюционирует более быстрыми темпами, чем ДНК их хозяев (Page et al., 1998). Это делает паразитические организмы эффективным, но пока недостаточно широко используемым и востребованным инструментом для исследований охраняемых видов, особенно в тех случаях, когда изучение филогении и генетической структуры популяций хозяев затруднено. Кроме того, поток генов в популяциях паразита может происходить во время расселения вида-хозяина независимо от потока генов в его попу-

ляциях, позволяя оценивать пространственные и временные перемещения хозяина (Whiteman & Parker, 2005). Так, исследования паразито-хозяинных отношений летучих мышей (Mammalia: Chiroptera) (весьма уязвимой группы, большинство представителей которой является охраняемыми) и их специфических эктопаразитов особенно хорошо иллюстрируют возможности изучения филогеографии видов-хозяев с использованием паразитов. В частности, Bruyndonckx et al. (2010) описан интересный случай, когда на остроухой *Myotis blythii* (Tomes, 1857) и большой ночницы *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) (Chiroptera: Vespertilionidae) острова Корсика был обнаружен гамазовый клещ *Spinturnix myoti* (Kolenati, 1856) (Acari: Mesostigmata: Gamasina) с гаплотипом, ранее описанным для *S. myoti*, собранных с магрибской ночницы *Myotis punicus* Felten, 1977 (Chiroptera: Vespertilionidae) в Северной Африке. По данным авторов, Корсика колонизировалась магрибской ночницей через Сардинию (клещи *S. myoti*, собранные на Сардинии и в Северной Африке имеют аналогичные гаплотипы, но на острове они представлены в существенно меньшем разнообразии, что, вероятно, является следствием островного эффекта и вполне ожидаемо). *Myotis punicus* не имеет территорий совместного обитания ни с остроухой, ни с большой ночницами. Авторами сделан вывод, что магрибская ночница проникла и обитала какое-то время на Корсике и именно она принесла на данную территорию своего специфического эктопаразита с континентальным гаплотипом. В результате совместного обитания (использования одних убежищ) с ночницами группы *M. myotis* / *M. blythii*, клещи переселились на новых хозяев (спинтурнициды – кругложизненные паразиты, не способные обитать вне тела хозяина больше суток). В то же время, магрибская ночница была постепенно вытеснена с острова остроухой и большой ночницами и ныне на Корсике не обитает.

Понимание исторических и современных отношений между отдельными популяциями позвоночных животных по целому ряду причин крайне важно для специалистов по охране природы (Avice, 1994; Templeton et al., 2001). К сожалению, низкий уровень внутривидовой и межвидовой генетической изменчивости у многих таксонов позвоночных препятствует возможности изучения их филогении и современных демографических процессов. Подобное можно наблюдать, например, у гепарда *Acinonyx jubatus* Schreber,

1775 (Kieser, 1991), северного морского слона *Mirounga angustirostris* Gill, 1866 (Hoelzel et al., 1993), хайнаньского пятнистого оленя *Cervus nippon* Temminck, 1838 (Pang et al., 2003). Между тем, популяционная генетика паразитов этих позвоночных может предложить альтернативный путь изучения хозяев, их эволюционной истории и текущих демографических процессов. Это становится еще одним аргументом в пользу сохранения подобных систем «паразит-хозяин».

Не меньший интерес представляют и популяционно-генетические исследования паразитов, которым свойственна горизонтальная передача (прежде всего, болезнетворных микроорганизмов), способные предоставить информацию о расселении хозяина (Criscione & Blouin, 2004; Whiteman et al., 2004). В этом случае молекулярно-генетические исследования возбудителей дают возможность получить эпидемиологические данные о паттерне передачи и распространения паразита в популяции хозяев. В частности, было предложено использовать данные по генетике некоторых вирусов в контексте охраны дикой природы, т.е. как средство мониторинга динамики метапопуляций хищных. Например, Biek et al. (2006) показали, что быстро развивающийся вирус (вирус иммунодефицита кошачьих (FIV) (Retroviridae)) позволяет выявить детали современной популяционной структуры и микроэволюции его обитающего в дикой природе хозяина – пумы *Puma concolor* (Linnaeus, 1771). Эти данные не были очевидны из результатов молекулярно-генетического исследования хищника, а получить их другими (не паразитологическими) методами пока не представляется возможным. Поддержание естественного уровня потока генов между популяциями остается приоритетом в деятельности по сохранению популяций диких животных. Поэтому контроль распределения и разнообразия FIV и других быстро эволюционирующих патогенов у крупных хищников может в будущем оказаться эффективным инструментом исследований для специалистов по охране природы. Кроме того, поскольку данный метод позволяет выявлять временные и пространственные характеристики контакта «хозяин-хозяин», то, как утверждают авторы, он может помочь определить местоположение природных «коридоров» – районов, где дикие популяции контактируют с домашними животными (Biek et al., 2006).

Положительные аспекты значимости паразитов для человека

Не считая бактерий и вирусов, в настоящее время медицине известно около сотни видов паразитов (простейших, грибов, гельминтов, членистоногих, позвоночных), хозяином которых может выступать человек. По данным Всемирной организации здравоохранения, на сегодняшний день в мире паразитарными болезнями заражено более 4.5 млрд. людей.

Несмотря на очевидный негативный эффект большинства паразитов для здоровья человека, тем не менее, воздействие некоторых из них может быть не столь пагубным, а в некоторых случаях даже полезным. Так, исследователями установлен факт, что присутствие некоторых видов паразитов может значительно увеличивать или уменьшать восприимчивость хозяина к другим паразитам (Telfer et al., 2010). Данный аспект имеет глубокие исторические корни. В частности, описан метод маляриотерапии (XIX – первая половина XX вв.), позволявший лечить сифилис, возбудитель которого погибает во время малярийной лихорадки (Whitrow, 1990; Duffell, 2001).

На протяжении нескольких тысячелетий пиявки-гематофаги используются человеком для лечения целого ряда заболеваний кровеносной системы. Есть данные об эффективном применении гирудотерапии в трансплантологии (Singh, 2010; Sig et al., 2017).

По данным Durden & Keirans (1996), паразитические (в частности, иксодовые) клещи несут в себе целый ряд полезных веществ. Слюна клещей представляет большой интерес для фармации, поскольку содержит компоненты, обладающие апиразной активностью, антиагрегантными, антигемостатическими, противовоспалительными, иммунодепрессивными и бактерицидными свойствами (Ribeiro et al., 1985, 1991; Waxman et al., 1990; Ramachandra & Wikel, 1992; Keller et al., 1993; Karczewski et al., 1994; Kubes et al., 1994; Alekseev et al. 1995; Singh et al., 2017). Одно из таких веществ – кальретинулин, уменьшающий тромбообразование в коронарных артериях и стимулирующий биосинтез оксида азота (Jaworski et al., 1995; Kuwabara et al., 1995). Все это делает клещей перспективным сырьем для производства лекарственных препаратов.

Согласно гигиенической гипотезе [Hygiene hypothesis (Strachan, 1989)], возросшая частота развития аутоиммунных заболеваний (включая аллергические состояния), является следствием снижения микробной антигенной нагрузки

на организм человека в связи с уменьшением размера семьи и улучшением жизненных условий. В промышленно развитых странах уровень распространения большинства паразитов крайне мал. Разработка вакцин, соблюдение гигиены, эффективная медицинская помощь, широкое использование антисептиков, антибактериальных средств и антибиотиков снизили количество паразитов, вирусных и бактериальных инфекций или ликвидировали некоторые из них. Эффективно искореняются многие заболевания, с которыми раньше сталкивался человек. Однако с победой над ними росло воздействие и на малопатогенных, и, возможно, даже полезных для человека паразитов. Гипотеза предполагает, что правильное развитие регуляторных Т-лимфоцитов индивидуума может зависеть от воздействия таких организмов, как лактобактерии, различные микобактерии и гельминты. Отсутствие их достаточного воздействия, особенно в детском возрасте, в настоящее время признается причиной увеличения количества аутоиммунных заболеваний. Исходя из вышесказанного, несколько лет назад был предложен экспериментальный метод лечения данных заболеваний (в частности, рассеянного склероза) на основе введения гельминтов (гельминтотерапия) (Weinstock, 2012; Fleming, 2013).

Некоторые виды нематод могут благоприятно влиять на наступление и вынашивание беременности у женщин. Отвлекая часть активности иммунитета матери на себя, они защищают плод и плаценту от действия антител. Отмечено, что женщины, инфицированные аскаридами, имеют в среднем на два ребенка больше (Blackwell et al., 2015).

Перечисленные аспекты подчеркивают, что сохранение биоразнообразия как хозяев, так и паразитов это не только вопрос равных прав, но ключ к будущему здоровья людей и диких животных.

Уязвимость паразитических видов

В литературе по охране природы паразиты чаще всего рассматриваются как потенциальная угроза их хозяевам (например, Gompper & Williams, 1998; Cunningham et al., 2003), а паразитарная инвазия – как признак нарушенной экосистемы (Patz et al., 2004). Все это ведет к формированию у специалистов неверного представления об исключительной необходимости контроля паразитов, а не их охраны.

Тем не менее, паразиты не защищены от угроз, которые актуальны для свободноживущих видов, и наблюдаемый в настоящее время кризис биоразнообразия может в первую очередь характеризоваться потерей именно паразитических видов (Dunn et al., 2009). Несмотря на то, что одним из последствий глобального изменения климата специалисты считают появление новых возбудителей заболеваний, другим следствием действия этого же фактора может стать исчезновение многих видов паразитов. Изменение климата ведет к нарушению экосистемных взаимодействий. Это выражается в резком падении численности и вымирании ряда видов-хозяев, что, в свою очередь, приводит к вымиранию ассоциированных с ними паразитов (Hudson et al., 2006; Altizer et al., 2007; Lafferty, 2012). Климатические изменения трансформируют экологию переносчиков, ограничивая их возможность распространять паразитов. Это описано, например, для комаров рода *Anopheles* spp. и переносимых ими малярии, филяриоза и лихорадки О'Ньонг-Ньонг (Afrane et al., 2012). Кроме того, изменение климата способно обуславливать фенологические несоответствия между паразитами и их хозяевами (Rohr et al., 2011). Предполагается, что возникшее в ходе изменения климата сокращение биоразнообразия паразитических микроорганизмов (вымирание) коснется, прежде всего, паразитов тропических, а не умеренных широт. Это объясняется тем, что среди первых значительна доля видов, нуждающихся в переносчиках (80% тропических против 13% умеренных) и / или требующих наличия в дикой природе резервуара инвазии (80% тропических против 20% обитающих в умеренном поясе) (Rohr et al., 2011). Вероятно, аналогичным образом (преимущественно в тропиках) произойдет вымирание и у ряда макропаразитов. Поскольку значительное количество гельминтов ассоциировано с птицами, большой интерес представляет прогнозирование динамики их биоразнообразия (Poulin & Morand, 2000). Именно вымирание птиц, по мнению специалистов, несет основную угрозу их паразитам (Jetz et al., 2007; Dobson et al., 2008). По мнению Dobson et al. (2008), изменение климата в ближайшие 50–100 лет будет наиболее ярко выражено в полярных широтах. И хотя оно также проявится в умеренном и тропическом поясах, климатическая трансформация на этих территориях в значительной степени маскируется сельскохо-

зяйственной деятельностью человека, особенно в тропиках. Землепользование напрямую обуславливает изменение площади и конфигурации ареалов различных видов птиц. Причем виды с небольшими ареалами (к которым относится значительная часть тропических видов) имеют более высокий риск вымирания, поскольку многие из них могут исчезнуть вследствие преобразования их среды обитания сельскохозяйственной деятельностью человека. Некоторые полярные виды птиц, согласно прогнозам, также сократят свои ареалы из-за потепления климата, но поскольку большинство из них распространено достаточно широко, риск вымирания для них минимален. Таким образом, предполагается, что антропогенные и климатические трансформации делают наиболее уязвимыми именно тропические виды паразитов (Dobson et al., 2008).

Кроме того, изменение климата крайне неблагоприятно для рептилий с эпигамной (зависимой от температуры) детерминацией пола, прежде всего, черепах (Testudines). Более половины представителей данного отряда в настоящее время находятся под угрозой исчезновения (Lovich et al., 2018). Это отражается на множестве видов паразитов, ассоциированных с ними. Так, Mihalca et al. (2011) указывают, что исчезающие виды черепах являются хозяевами 12 видов иксодовых клещей, в частности, клеща *Amblyomma supinoi* Neumann, 1905, вызывающего особое беспокойство, поскольку все его находки сделаны исключительно на редких видах.

Некоторые ученые (Cumming & van Vuuren, 2006; Carlson et al., 2017) высказывают точку зрения о перераспределении биоразнообразия паразитов (прежде всего, эктопаразитов), согласно которой их вымирание в тропических широтах будет сопровождаться перемещением ряда видов в северные регионы и, как следствие, значительным (в 2–3 раза) увеличением их разнообразия на данных территориях. Однако исчезновение угрожает целому ряду именно арктических видов хозяев (белый медведь *Ursus maritimus* Phipps, 1774, многие китообразные Cetacea, карибу *Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758)), а значит, и их паразитам тоже.

Еще одним процессом, существенно (и во многих случаях противоречиво) влияющим на биоразнообразие паразитов, выступает урбанизация. Данное явление часто благоприятствует распространению некоторых паразитов.

В первую очередь, это касается инфекционных микроорганизмов, для которых урбанизация часто означает возможность расширения круга хозяев за счет включения в него новых видов. Экстремальные изменения, сопровождающие экспансию городского образа жизни, среди прочего, способны вызывать снижение численности (вплоть до вымирания) ряда видов дикой природы (вследствие возникновения эпидемий, согласно Bradley & Altizer, 2007). Однако это может стать причиной сокращения биоразнообразия ассоциированных с ними специфических паразитов. Наиболее драматичным примером урбанизации может служить резкое сокращение ареала африканского слона *Loxodonta africana* Blumenbach, 1797 вследствие (помимо физического истребления) появления и роста населенных пунктов в местах его обитания, препятствующих нормальным перемещениям данных животных. Этот вид является основным хозяином иксодовых клещей *Dermacentor circumguttatus* Neumann, 1897 и *Amblyomma tholloni* Neumann, 1899 (Mihalca et al., 2011). Имеются данные о сокращении количества видов гельминтов в городских популяциях у мышевидных грызунов (Жигилева, 2013).

Для обозначения вымирания паразита вследствие исчезновения его хозяина Stork & Lyal (1993) предложили термин «со-вымирание» (co-extinction). Данные авторы одними из первых в научном сообществе обозначили вымирание паразитов как «скрытую потерю» биоразнообразия, как острую проблему, нуждающуюся в скорейшем развернутом изучении.

Cizauskas et al. (2017), обсуждая уязвимость видов-паразитов, выделили ряд факторов, способствующих их вымиранию. Прежде всего, это особенности метаболизма. Так, паразиты пойкилотермных хозяев менее защищены от колебаний температуры окружающей среды. Следовательно, в случае непредвиденных изменений климата они оказываются более уязвимыми, чем паразиты гомойотермных животных. Важным аспектом является размер тела хозяина. Так, паразиты более крупных организмов (как правило, имеющих меньшую численность в природе) характеризуются большими шансами исчезнуть из-за повышенного риска со-вымирания. Тела таких животных обычно формируют значительное количество паразитарных ниш,

поэтому вымирание каждого подобного вида-хозяина влечет за собой со-вымирание сразу многих видов паразитов.

Влияние специфичности паразитов к хозяевам на их уязвимость неоднозначно, как показывают многочисленные исследования. Теоретически виды-генералисты, способные эксплуатировать множество хозяев, принадлежащих разным таксонам, явно менее склонны к вымиранию, чем специфичные паразиты, зависимые от одного-двух филогенетически близких видов хозяев. Примером тому может служить инвазия японской грязевой улитки *Batillaria attramentaria* (Sowerby, 1855) (Gastropoda: Batillariidae) на западном побережье США и вытеснение ею моллюска *Cerithideopsis californica* (Haldeman, 1840) (Gastropoda: Potamididae). Следствием этого стало исчезновение на данной территории, по меньшей мере, 17 видов трематод, промежуточным хозяином которых выступала *C. californica* (Byers, 1999; Lafferty & Kuris, 2009). С другой стороны, среди гельминтов виды-генералисты, как правило, немногочисленны и характеризуются невысокой интенсивностью инвазии. В то же время виды-специалисты, наоборот, представлены

в сообществе значительным количеством видов, и зараженность ими обычно достаточно высока. Strona et al. (2013) обнаружили, что у наиболее высоко специфичных паразитов рыб риск со-вымирания существенно ниже, чем у паразитов с широким кругом хозяев, вероятно, потому что специализация, как правило, возникает к наиболее устойчивым видам хозяев. Кроме того, при массовых вымираниях хозяев паразиты-генералисты не имеют преимуществ перед специфичными видами, как это демонстрируют данные по островным экосистемам после появления в них человека (Новая Зеландия), где вымерли эктопаразиты с широким (70–80 родственных видов птиц) кругом прокормителей (Duncan & Blackburn, 2004).

С какой скоростью вымирают паразиты?

В настоящее время биосфера вступает в период очередного массового вымирания, сопоставимого с аналогичными событиями, известными из палеонтологической летописи. По мнению ряда авторов (Dunn et al., 2009; Carlson et al., 2017), в потерю биоразнообразия при этом (уже шестом для планеты) вымирании значительный вклад может внести исчезновение паразитов (табл.).

Таблица. Наиболее известные примеры вымирания паразитов

Table. The most famous examples of parasite extinction

Вид паразита	Вид хозяина	Примерное время вымирания	Территория	Причины	Источник
Пухоед <i>Colpocephalum californici</i> Price, Beer, 1963 (Insecta: Phthiraptera: Menoponidae)	Калифорнийский кондор <i>Gymnogyps californianus</i> (Shaw, 1797) (Aves: Accipitriformes: Cathartidae)	Начало XXI в.	США	Критическое сокращение популяции хозяина; санитарная обработка последних отловленных в дикой природе особей птиц	Dunn, 2009
Перьевой клещ <i>Coraciacarus muellermotzfeldi</i> Dabert, Alberti, 2008 (Acari: Astigmata: Gabuciniidae)*	Разноклювая гуйя <i>Heteralocha acutirostris</i> (Aves: Passeriformes: Callaeatidae)	Рубеж XIX и XX вв.	Новая Зеландия	Вымирание хозяина вследствие уничтожения мест обитания и интродукции других видов животных	Dabert & Alberti, 2008
Пухоед <i>Rallicola extinctus</i> (Mey, 1990) (Insecta: Phthiraptera: Philopteridae)*					Mey, 1990
Иксодовый клещ <i>Ixodes nitens</i> Neumann, 1904 (Acari: Ixodida: Ixodidae)*	Тушканчиковая мышь Маклеара <i>Rattus macleari</i> Thomas, 1887 (Mammalia: Rodentia: Muridae)	Начало XXI в.	Остров Рождества (Австралия)	Вымирание хозяина вследствие интродукции других видов животных	Mihalca et al., 2011
Блоха <i>Xenopsylla nesiotis</i> Jordan, Rothschild, 1908 (Insecta: Siphonaptera: Pulicidae)*					Kwak, 2018

Примечание: * – со-вымирание.

Одним из первых вариантов оценки уязвимости паразитических видов стала методика, предполагающая расчет доли уязвимых видов-хозяев в каждом крупном таксоне позвоночных животных (Poulin & Morand, 2004). Усовершенствованную методику данного анализа, учитывающую специфичность паразитов, приводят Dobson et al. (2008). Ранее Koh et al. (2004) с использованием более сложных математических моделей выборочно провели аналогичный анализ для некоторых групп хозяев и паразитов. Все полученные данные проиллюстрировали прямую взаимосвязь между вымиранием видов-хозяев и исчезновением видов-паразитов, причем паразиты (равно как и другие ассоциированные группы видов – например, мутуалисты) демонстрируют явно более высокую скорость вымирания, чем их свободноживущие виды-хозяева. В данной статье отмечено, что с хозяевами, находящимися под угрозой вымирания, ассоциировано около 6300 видов паразитов. Dobson et al. (2008) предполагали, что 3–5% гельминтов вымрут в ближайшие 50–100 лет. Данные анализа, проведенного Carlson et al. (2017), менее оптимистичны. Согласно ему, к 2070 г. предполагается вымирание 5.6–15.4% видов акантоцефал, 11.9–29.0% видов трематод, 12.8–29.1% цестод и 2.5–29.5% нематод.

Современные проблемы охраны паразитов

На данном этапе можно выделить несколько основных проблем выявления уязвимых паразитических видов:

1. Слабая изученность паразитических представителей в целом. Для значительного количества видов хозяев паразиты до сих пор остаются неизученными, либо классифицированы только до уровня семейства или рода. Предпочтения в отношении хозяев также часто остаются неизвестными. Следствием является отсутствие большинства паразитов в существующих экологических базах данных. Систематический мониторинг видов в дикой природе часто достаточно сложен и затратен. Поэтому на сегодняшний день известно не так много примеров сбора исчерпывающей информации по паразитофауне хозяев, находящихся под угрозой исчезновения. В частности, подобные исследования проводятся для пиренейской рыси *Lynx pardinus* (Temminck, 1827) уже на протяжении 20 лет. На сегодняшний день данные по ее эндо- и эктопаразитофауне приведены в многочисленных публикациях (Rodriguez & Carbonell, 1998; Millán & Casanova, 2007; Millán et al., 2007; Acosta et al., 2011).

2. В настоящее время крайне ограниченное количество работ посвящено исследованию истории паразитических инвазий и экспансий с привлечением данных музейных коллекций. Замечательный пример подобного исследования приведен Hartigan et al. (2010). Авторами описано появление в Австралии протозойного паразита *Muxidium immersum* (Lutz, 1889) (Мухозоо: Мухоспореа), которое стало следствием интродукции на данную территорию нового вида хозяев – жабы-аги *Bufo marinus* Schneider, 1799. Авторами обследованы музейные образцы, собранные в период с 1935 г. по настоящее время.

3. Сложности с установлением паразитического статуса некоторых групп, имеющих пограничное положение между паразитизмом, мутуализмом и комменсализмом (ряд бактерий; непатогенные кишечные простейшие; многие клещи-схизофаги).

Таким образом, исследования экологии и эволюции паразитов приобретают особую значимость для изучения популяций животных, находящихся под угрозой исчезновения. И широкое распространение данных методов приведет к обнаружению новых хозяев, новых (возможно, криптических) видов паразитов. Они «приоткроют сегодняшнюю завесу невежества над биоразнообразием паразитических организмов» (по: Whiteman & Parker, 2005). Между тем, вопрос об охране паразитов как источника ценной информации для исследований пока остается открытым. Только один из пяти тысяч видов вшей включен в Красный список Международного союза охраны природы (IUCN, 2012). Там пока нет ни одного вида блох, паразитических гельминтов, иксодовых, аргасовых или гамазовых клещей, несмотря на многочисленные требования организовать охрану паразитов, звучащие с середины 1990-х гг. Наиболее ранними в этом направлении считаются работы Windsor (1990, 1995), впервые обозначившего необходимость охраны паразитических видов наравне со всеми остальными («Equal rights for parasites»). На сегодняшний день отсутствуют глобальные стратегии по сохранению/восстановлению численности паразитов в дикой природе, хотя уже существуют программы сохранения отдельных видов-паразитов.

Даже с утилитарной точки зрения (редкие паразиты должны охраняться, прежде всего, как биологические виды), данная группа организмов пока не привлекает к себе внимания со стороны ученых и природоохранных организаций. В этой связи Whiteman & Parker (2005) предложили в

случаях исследования охраняемых видов по возможности осуществлять сбор образцов их биоматериала (мазков крови, кала, волосяного покрова и т.п.) и затем отправлять их экспертам для последующего изучения специфических паразитов.

Популяции некоторых паразитов и хозяев, находящихся под угрозой исчезновения, могут выращиваться в лабораторных условиях на тканях альтернативных хозяев, в неволе или *ex situ* (Clayton et al., 2003; Vesk et al., 2010). Для протозойных паразитов (в частности, трипаносом) требуется несложная криоконсервация живых образцов (Ndao et al., 2004). Такие паразиты могут выращиваться на микробиологических средах для последующего инфицирования животных в неволе перед выпуском в дикую природу.

Сбор образцов и формирование банков формируют источник для будущих реинтродукций, но требования, выполнение которых обеспечивает успех данных мероприятий (например, сниженная специфичность к хозяину, способность поддерживаться в культуре), а также стоимость ограничивают возможность их применения у паразитических таксонов (Moir et al., 2012).

Однако, по мнению А. Гомеса и Е. Николс (Nichols & Gómez, 2011; Gómez & Nichols, 2013) только изменение восприятия паразитов научным сообществом может сыграть ключевую роль в реализации перечисленных выше стратегий. Паразиты, ошибочно воспринимаемые сейчас как помеха в функционировании экосистем, должны занять подобающее им место в учебных пособиях для биологов, стать объектом природоохранных программ. Появление научной литературы, подчеркивающей позитивную роль паразитов в экосистемах, позволит помочь привлечь внимание финансовых органов и лиц, принимающих решения, к проблеме опасности потери биоразнообразия паразитов (Zimmer, 2000; LaFee, 2006; Zuk, 2007).

Рекомендации по охране паразитов в России

В 2017 г. в сети Интернет создан первый в мире ресурс, посвященный охране паразитов и учету вымирающих видов (P.E.A.R.L. <http://pearl.berkeley.edu/>). Однако в пределах России данная проблема пока недостаточно привлекает внимание специалистов. Публикации, посвященные вымиранию паразитов и необходимости их охраны, практически отсутствуют, и перспективы возможности разработки природоохранных мероприятий для паразитических видов пока неясны. Хотя имеются примеры занесения

некоторых паразитов в Красную книгу Российской Федерации (2001), а также в Красные книги ряда регионов России. Такими видами, например, являются рогохвост оруссус паразитический *Orussus abietinus* (Scopoli, 1763) (Insecta: Hymenoptera: **Orussidae**). Его личинки выступают эндопаразитами насекомых-ксилофагов, развивающихся в древесине. Другой вид – пиявка акантобделла пеляжья *Acanthobdella peledina* Grube, 1851 (Annelida: Hirudinea). Ее хозяевами являются пресноводные рыбы бореальной зоны Евразии от Скандинавии до Сибири и Дальнего Востока (Красная книга Республики Бурятия, 2013; Красная книга Иркутской области, 2010).

По нашему мнению, на территории Российской Федерации и ее отдельных субъектов можно рекомендовать расширить списки Красных книг включением нескольких видов эктопаразитов, ассоциированных с охраняемыми видами хозяев:

1. *Spinturnix emarginatus* (Kolenati, 1856) (Acari: Mesostigmata: Gamasina: Spinturnicidae). На территории России известна единственная находка в Крыму (Orlova & Orlov, 2018). Специфичный паразит трехцветной ночницы *Myotis emarginatus* (E. Geoffroy, 1806) (Chiroptera: Vespertilionidae) (Красная книга Российской Федерации (2001), 2 категория; IUCN (2012): LC).

2. *Ichoronyssus scutatus* (Kolenati, 1857) (Acari: Mesostigmata: Gamasina: Macronyssidae). В России встречается в Крыму и на Дальнем Востоке (Медведев и др., 1991; Orlova & Orlov, 2018). Вопрос о видовой специфичности данного вида остается открытым (Orlova & Orlov, 2018), однако предпочтительными хозяевами, по всей видимости, выступают виды семейства длиннокрыловые (Chiroptera: Miniopteridae), из которого в России обитают два вида: обыкновенный длиннокрыл *Miniopterus schreibersi* (Kuhl, 1817) (Красная книга Российской Федерации (2001), 1 категория; IUCN (2012): NT) и дальневосточный длиннокрыл *Miniopterus fuliginosus* (Hodgson, 1835) (охраняемого статуса не имеет).

3. *Macronyssus granulatus* (Kolenati, 1856) (Acari: Mesostigmata: Gamasina: Macronyssidae). На территории России вид ассоциирован с остроухой ночницей *Myotis blythii* (Tomes, 1857) (Chiroptera: Vespertilionidae) (Красная книга Российской Федерации (2001), 2 категория; IUCN (2012): LC) и длиннопалой ночницей *Myotis macrodactylus* (Temminck, 1840) (Chiroptera: Vespertilionidae) (Красная книга Приморского края (2005), 3 категория; IUCN (2012): LC). Паразит встречается на протяжении их ареалов: Крым,

Краснодарский край, Кавказ, Алтай, Дальний Восток (Медведев и др., 1991; Stanyukovich, 1997; Orlova et al., 2015; Орлова и др., 2017; Orlova & Orlov, 2018). Паразитирование на неродственных видах ночниц, не имеющих симпатрии, может указывать на то, что *M. granulosis* представляет собой комплекс криптических видов. Для решения данного вопроса необходимо проведение молекулярно-генетических исследований.

4. *Basilina mongolensis* Theodor, 1966 (Insecta: Diptera: Nycteribiidae). В России данная кровососущая муха известна по единичным находкам на территории Западного Саяна (Orlova & Zhigalin, 2014). Основным хозяином, вероятно, является степная ночница *Myotis davidii* (Peters, 1869) (Chiroptera: Vespertilionidae) (IUCN (2012): LC).

5. *Nycteribia vexata* Westwood, 1835 (Insecta: Diptera: Nycteribiidae). На территории Российской Федерации встречается в Крыму и на Северном Кавказе (Orlova & Orlov, 2018) в пределах ареала основного хозяина – остроухой ночницы.

6. *Penicillidia dufouri* (Westwood, 1835) (Insecta: Diptera: Nycteribiidae). Данный вид встречается в Крыму и, вероятно, на Северном Кавказе (Orlova & Orlov, 2018) в пределах ареала основного хозяина – остроухой ночницы.

7. *Phthiridium biarticulatum* Hermann, 1804 (Insecta: Diptera: Nycteribiidae). Вид дважды обнаруживали в Крыму (Ševčík et al., 2011; Orlova & Orlov, 2018). Паразитирует на подковоносых летучих мышах (Chiroptera: Rhinolophidae). Все виды данного семейства, обитающие на территории России, занесены в Красную книгу Российской Федерации (2001).

8. *Rhinolophopsylla unipectinata* (Taschenberg, 1880) (Insecta: Siphonaptera: Ischnopsyllidae). В России данный вид блохи известен по ограниченному сборам в Крыму и на Северном Кавказе (Тифлов и др., 1977; Лабунец, Дегтярева, 1985; Чирний, 2004; Orlova & Orlov, 2018). Основными хозяевами являются различные виды подковоносов *Rhinolophus* sp.

Также, по нашему мнению, возможно присвоение статуса охраняемого вида иксодовому клещу *Ixodes pomerantzevi* Serdyukova, 1941. Известен в Приморском крае, Прокормители – мелкие млекопитающие. Находки редки, биология изучена слабо (Окулова и др., 1986).

Благодарности

Результаты исследования получены при поддержке Программы повышения конкурентоспособности Национального исследовательского Томского государственного университета.

Литература

- Беклемишев В.Н. 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука. 501 с.
- Догель В.А. 1947. Курс общей паразитологии. Л.: Учпедгиз. 372 с.
- Жигилева О.Н. 2013. Гельминтофауна мышей (*Apodemus agrarius*, *Mus musculus*) селитебных и межселенных территорий Западной Сибири // Поволжский экологический журнал. №2. С. 156–163.
- Красная книга Иркутской области. Иркутск: Время странствий, 2010. 478 с.
- Красная книга Приморского края: Животные. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Владивосток: АВК «Апельсин», 2005. 408 с.
- Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. 688 с.
- Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: Астрель, 2001. 862 с.
- Лабунец Н.Ф., Дегтярева Л.В. 1985. О блохах летучих мышей на Северном Кавказе // Паразитология. Вып. 19(3). С. 177–180.
- Медведев С.Г., Станюкович М.К., Тиунов М.П., Фарафонов Г.В. 1991. Эктопаразиты летучих мышей Дальнего Востока // Паразитология. Вып. 25(1). С. 27–37.
- Окулова Н.М., Юдаев О.Н., Константинов О.К. 1986. К экологии клеща *Ixodes pomerantzevi* (Ixodidae) // Паразитология. Вып. 20(1). С. 11–14.
- Орлова М.В., Жигалин А.В., Орлов О.Л., Голованова А.П. 2017. Эктопаразиты остроухой ночницы *Myotis blythii* (Chiroptera: Vespertilionidae) заповедника «Тигирекский» // Труды Тигирекского заповедника. Вып. 9. С. 95–99.
- Тифлов В.Е., Скалон О.И., Ростигаев В.А. 1977. Определитель блох Кавказа. Ставрополь: Ставропольское книжное издательство. 278 с.
- Чирний В.И. 2004. Материалы к изучению фауны блох (Siphonaptera) Крымского полуострова // Вопросы развития Крыма. Симферополь: Таврия-Плюс. С. 193–196.
- Acosta L., León-Quinto T., Bornay-Llinares F.J., Simón M.A., Esteban J.G. 2011. Helminth parasites in faecal samples from the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*) // Veterinary Parasitology. Vol. 179(1–3). P. 175–179. DOI: 10.1016/j.vetpar.2011.01.058
- Afrane Y.A., Githeko A.K., Yan G. 2012. The ecology of *Anopheles* mosquitoes under climate change: case studies from the effects of deforestation in East African highlands // Annals of the New York Academy of Sciences. Vol. 1249. P. 204–210. DOI: 10.1111/j.1749-6632.2011.06432.x
- Alekseev A.N., Burenkova L.A., Podboronov V.M., Chunikhin S.P. 1995. Bacteriocidal Qualities of Ixodid Tick (Acarina: Ixodidae) Salivary Cement Plugs and Their Changes Under the Influence of a Viral Tick-Borne Pathogen // Journal of Medical Entomology. Vol. 32(5). P. 578–582. DOI: 10.1093/jmedent/32.5.578
- Altizer S., Nunn C.L., Lindenfors P. 2007. Do threatened hosts have fewer parasites? A comparative study in pri-

- mates // *Journal of Animal Ecology*. Vol. 76. P. 304–314. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2007.01214.x
- Amundsen P.A., Lafferty K.D., Knudsen R., Primicerio R., Klemetsen A., Kuris A.M. 2009. Food web topology and parasites in the pelagic zone of a subarctic lake // *Journal of Animal Ecology*. Vol. 78(3). P. 563–572. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2008.01518.x
- Avise J.C. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution*. New York: Chapman and Hall. 511 p.
- Ayala S.C., Hutchings R. 1974. Hemogregarines (Protozoa: Sporozoa) as zoogeographical tracers of Galapagos Island lava lizards and marine iguanas // *Herpetologica*. Vol. 30(2). P. 128–132.
- Bender L.C., Schmitt S.M., Carlson E., Hauffler J.B., Beyer D.E. 2005. Mortality of Rocky Mountain elk in Michigan due to meningeal worm // *Journal of Wildlife Diseases*. Vol. 41(1). P. 134–140. DOI: 10.7589/0090-3558-41.1.134
- Biek R., Drummond A., Poss M. 2006. A virus reveals population structure and recent demographic history of its carnivore host // *Science*. Vol. 311(5760). P. 538–541. DOI: 10.1126/science.1121360
- Blackwell A.D., Tamayo M.A., Beheim B., Trumble B.C., Stieglitz J., Hooper P.L., Martin M., Kaplan H., Gurven M. 2015. Helminth infection, fecundity, and age of first pregnancy in women // *Science*. Vol. 350(6263). P. 970–972. DOI: 10.1126/science.aac7902
- Blanchet S., Rey O., Berthier P., Lek S., Loot G. 2009. Evidence of parasitemediated disruptive selection on genetic diversity in a wild fish population // *Molecular Ecology*. Vol. 18(6). P. 1112–1123. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2009.04099.x
- Bradley C.A., Altizer S. 2007. Urbanization and the ecology of wildlife diseases // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 22(2). P. 95–102. DOI: 10.1016/j.tree.2006.11.001
- Bruyndonckx N., Biollaz F., Dubey S., Goudet J., Christe P. 2010. Mites as biological tags of their hosts // *Molecular Ecology*. Vol. 19(13). P. 2770–2778. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2010.04699.x
- Byers J. 1999. The Distribution of an Introduced Mollusc and its Role in the Long-term Demise of a Native Con-familial Species // *Biological Invasions*. Vol. 1(4). P. 339–352. DOI: 10.1023/A:1010038001768
- Carlson C.J., Burgio K.R., Dougherty E.R., Phillips A.J., Bueno V.M., Clements C.F., Castaldo G., Dallas T.A., Cizauskas C.A., Cumming G.S., Doca J., Harris N.C., Jovani R., Mironov S., Muellerklein O.C., Proctor H.C., Getz W.M. 2017. Parasite biodiversity faces extinction and redistribution in a changing climate // *Science Advances*. Vol. 3(9). Art. e1602422. DOI: 10.1126/sciadv.1602422
- Cizauskas C.A., Carlson C.J., Burgio K.R., Clements C.F., Dougherty E.R., Harris N.C., Phillips A.J. 2017. Parasite vulnerability to climate change: an evidence-based functional trait approach // *Royal Society Open Science*. Vol. 4(1). Art. 160535. DOI: 10.1098/rsos.160535
- Clay T. 1949. Some problems in the evolution of a group of ectoparasites // *Evolution*. Vol. 3(4). P. 279–299. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1949.tb00030.x
- Clayton D.H., Johnson K.P., Al-Tamini S. 2003. The ecological basis of coevolutionary history // *Tangled Trees: Phylogeny, Cospeciation and Coevolution* / R.D.M. Page (Ed.). Chicago: The University of Chicago Press. P. 310–341.
- Clifford D.L., Mazet J.A.K., Dubovi E.J., Garcelon D.K., Coonan T.J., Conrad P.A., Munson L. 2006. Pathogen exposure in endangered island fox (*Urocyon littoralis*) populations: implications for conservation management // *Biological Conservation*. Vol. 131(2). P. 230–243. DOI: 10.1016/j.biocon.2006.04.029
- Cohen J.E., Pimm S.L., Yodzis P., Saldana J. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs // *Journal of Animal Ecology*. Vol. 62(1). P. 67–78. DOI: 10.2307/5483
- Combes C. 1996. Parasites, biodiversity and ecosystem stability // *Biodiversity and Conservation*. Vol. 5(8). P. 953–962. DOI: 10.1007/BF00054413
- Combes C. 2005. *The Art of Being a Parasite*. Chicago, London: University of Chicago Press. 291 p.
- Criscione C.D., Blouin M.S. 2004. Life cycles shape parasite evolution: comparative population genetics of salmon trematodes // *Evolution*. Vol. 58(1). P. 198–202. DOI: 10.1554/03-359
- Cumming G.S., van Vuuren D.P. 2006. Will climate change affect ectoparasite species ranges? // *Global Ecology and Biogeography*. Vol. 15(5). P. 486–497. DOI: 10.1111/j.1466-822X.2006.00241.x
- Cunningham A.A., Daszak P., Rodriguez J.P. 2003. Pathogen pollution: defining a parasitological threat to biodiversity conservation // *Journal of Parasitology*. Vol. 89. P. 78–83.
- Dabert J., Alberti G. 2008. A new species of the genus *Coraciacarus* (Gabuciniidae, Pterolichoidea) from the huia *Heteralocha acutirostris* (Callaeatidae, Passeriformes), an extinct bird species from New Zealand // *Journal of Natural History*. Vol. 42(43–44). P. 2763–2776. DOI: 10.1080/00222930802354142
- Dawkins R., Krebs J.R. 1979. Arms races between and within species // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 205(1161). P. 489–511. DOI: 10.1098/rspb.1979.0081
- Dobson A., Lafferty K.D., Kuris A.M., Hechinger R.F., Jetz W. 2008. Homage to Linnaeus: how many parasites? How many hosts? // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. Vol. 105(Suppl. 1). P. 11482–11489. DOI: 10.1073/pnas.0803232105
- Duffell E. 2001. Curative power of fever // *Lancet*. Vol. 358(9289). Art. 1276. DOI: 10.1016/S0140-6736(01)06374-7
- Duncan R.P., Blackburn T.M. 2004. Extinction and endemism in the New Zealand avifauna // *Global Ecology and Biogeography*. Vol. 13(6). P. 509–517. DOI: 10.1111/j.1466-822X.2004.00132.x
- Dunn R.R. 2009. Coextinction: anecdotes, models, and speculation // *Holocene extinctions* / S.T. Turvey (Ed.). Oxford: University Press. P. 167–180. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780199535095.003.0008
- Dunn R.R., Harris N.C., Colwell R.K., Koh L.P., Sodhi N.S. 2009. The sixth mass coextinction: are most endangered species parasites and mutualists? // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 276(1670). P. 3037–3045. DOI: 10.1098/rspb.2009.0413

- Dunne J.A., Lafferty K.D., Dobson A.P., Hechinger R.F., Kuris A.M., Martinez N.D., McLaughlin J.P., Mouritsen K.N., Poulin R., Reise K., Stouffer D.B., Thieltges D.W., Williams R.J., Zander K.D. 2013. Parasites affect food web structure primarily through increased diversity and complexity // *PLoS Biol.* Vol. 11(6). Art. e1001579. DOI: 10.1371/journal.pbio.1001579
- Durden L.A., Keirans J.E. 1996. Host-parasite coextinction and the plight of tick conservation // *American Journal of Entomology.* Vol. 42(2). P. 87–91. DOI: 10.1093/ae/42.2.87
- Eichler W. 1942. Die Entfaltungsregel und andere Gestzmäßigkeiten in den parasitogenetischen Beziehungen der Mallophagen und anderer ständiger Parasiten zu ihren Wirten // *Zoologische Anzeiger.* Vol. 137. P. 77–83.
- Fahrenholz H. 1913. Ectoparasiten und Abstammungslehre // *Zoologische Anzeiger.* Vol. 41. P. 371–374.
- Fleming J.O. 2013. Helminth therapy and multiple sclerosis // *International Journal for Parasitology.* Vol. 43(3–4). P. 259–274. DOI: 10.1016/j.ijpara.2012.10.025
- Gaither M.R., Aeby G., Vignon M., Meguro Y., Rigby M., Runyon C., Toonen R.J., Wood C.L., Bowen B.W. 2013. An invasive fish and the time-lagged spread of its parasite across the Hawaiian Archipelago // *PLoS One.* Vol. 8(2). Art. e56940. DOI: 10.1371/journal.pone.0056940
- Glazner J.T., Devlin B., Ellstrand N.C. 1988. Biochemical and morphological evidence for host race evolution in desert mistletoe, *Phoradendron californicum* (Viscaceae) // *Plant Systematics and Evolution.* Vol. 161(1–2). P. 13–21. DOI: 10.1007/BF00936008
- Gompper M.E., Williams E.S. 1998. Parasite conservation and the black-footed ferret recovery program // *Conservation Biology.* Vol. 12(3). P. 730–732. DOI: 10.1111/j.1523-1739.1998.97196.x
- Gómez A., Nichols E. 2013. Neglected wild life: Parasitic biodiversity as a conservation target // *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife.* Vol. 2(1). P. 222–227. DOI: 10.1016/j.ijppaw.2013.07.002
- Gorrell J., Schulte-Hostedde A. 2008. Patterns of parasitism and body size in red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*) // *Canadian Journal of Zoology.* Vol. 86(2). P. 99–107. DOI: 10.1139/Z07-123
- Hamer S.A., Lehrer E., Magle S.B. 2012. Wild birds as sentinels for multiple zoonotic pathogens along an urban to rural gradient in Greater Chicago, Illinois // *Zoonoses Public Health.* Vol. 59(5). P. 355–364. DOI: 10.1111/j.1863-2378.2012.01462.x
- Hartigan A., Phalen D.N., Šlapeta J. 2010. Museum material reveals a frog parasite emergence after the invasion of the cane toad in Australia // *Parasites and Vectors.* Vol. 3(1). Art. 50. DOI: 10.1186/1756-3305-3-50
- Hoelzel A.R., Halley J., O'Brien S.J., Campagna C., Arnborn T., LeBoeuf B., Ralls K., Dover G.A. 1993. Elephant seal genetic variation and the use of simulation models to investigate historical population bottlenecks // *Journal of Heredity.* Vol. 84(6). P. 443–449.
- Holdo R.M., Sinclair A.R.E., Dobson A.P., Metzger K.L., Bolker B.M., Ritchie M.E., Holt R.D. 2009. A disease-mediated trophic cascade in the Serengeti and its implications for ecosystem C // *PLoS Biol.* Vol. 7(9). Art. e1000210. DOI: 10.1371/journal.pbio.1000210
- Hudson P.J., Rizzoli A.P., Grenfell B.T., Heesterbeek H., Dobson A.P. 2002. *The Ecology of Wildlife Diseases.* Oxford: Oxford University Press. 197 p.
- Hudson P.J., Dobson A.P., Lafferty K.D. 2006. Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? // *Trends in Ecology and Evolution.* Vol. 21(7). P. 381–385. DOI: 10.1016/j.tree.2006.04.007
- Hugot J.-P. 1999. Primates and their pinworm parasites: the Cameron hypothesis revisited // *Systematic Biology.* Vol. 48(3). P. 523–546. DOI: 10.1080/106351599260120
- IUCN. 2012. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1, second ed. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN. 32 p.
- Jaworski D.C., Simmen F.A., Lamoreaux W., Coons L.B., Muller M.T., Needham G.R. 1995. A secreted calretinin protein in ixodid tick (*Amblyomma americanum*) saliva // *Journal of Insect Physiology.* Vol. 41(4). P. 369–375. DOI: 10.1016/0022-1910(94)00107-R
- Jerome C.A., Ford B.A. 2002a. Comparative population structure and genetic diversity of *Arceuthobium americanum* (Viscaceae) and its *Pinus* host species: insight into host-parasite evolution in parasitic angiosperms // *Molecular Ecology.* Vol. 11(3). P. 407–420. DOI: 10.1046/j.0962-1083.2002.01462.x
- Jerome C.A., Ford B.A. 2002b. The discovery of three genetic races of the dwarf mistletoe *Arceuthobium americanum* (Viscaceae) provides insight into the evolution of parasitic angiosperms // *Molecular Ecology.* Vol. 11(3). P. 387–405. DOI: 10.1046/j.0962-1083.2002.01463.x
- Jetz W., Wilcove D., Dobson A.P. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds // *PLoS Biol.* Vol. 5(6). Art. e157. DOI: 10.1371/journal.pbio.0050157
- Karczewski J., Endris R., Connolly T.M. 1994. Disagregin is a fibrinogen receptor antagonist lacking the Arg-Gly-Asp sequence from the tick, *Ornithodoros moubata*. // *Journal of Chemical Biology.* Vol. 269(9). P. 6702–6708.
- Keller P.M., Waxman L., Arnold B.A., Schultz L.D., Condra C., Connolly T.M. 1993. Cloning of the cDNA and expression of moubatin, an inhibitor of platelet aggregation // *Journal of Chemical Biology.* Vol. 268(8). P. 5450–5456.
- Kieser J.A. 1991. Fluctuating odontometric asymmetry, morphological variability, and genetic monomorphism in the cheetah *Acinonyx jubatus* // *Evolution.* Vol. 45(5). P. 1175–1183. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1991.tb04384.x
- Klassen G.J. 1992. Coevolution: a history of the macroevolutionary approach to studying host-parasite associations // *Journal of Parasitology.* Vol. 78(4). P. 573–587. DOI: 10.2307/3283532
- Koh L.P., Dunn R.D., Sodhi N.S., Colwell R.K., Proctor H.C., Smith V.S. 2004. Species co-extinctions and the biodiversity crisis // *Science.* Vol. 305(5690). P. 1632–1634. DOI: 10.1126/science.1101101
- Kubes M., Fuchsberger N., Labuda M., Zuffová E., Nuttall P.A. 1994. Salivary gland extracts of partially fed *Dermacentor reticulatus* ticks decrease natural killer cell activity *in vitro* // *Immunology.* Vol. 82(1). P. 113–116.

- Kuris A.M., Hechinger R.F., Shaw J.C., Whitney K.L., Aguirre-Macedo L., Boch C.A., Dobson A.P., Dunham E.J., Fredensborg B.L., Huspeni T.C., Lorda J., Mababa L., Mancini F.T., Mora A.B., Pickering M., Talhouk N.L., Torchin M.E., Lafferty K.D. 2008. Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries // *Nature*. Vol. 454(7203). P. 515–518. DOI: 10.1038/nature06970
- Kuwabara K., Pinsky D.J., Schmidt A.M., Benedict C., Brett J., Ogawa S., Broekman M.J., Marcus A.J., Sciacca R.R., Michalak M., Wang F., Pan Y.-C., Grunfeld S., Patton S., Malinski T., Stern D.M., Ryan J. 1995. Calreticulin, an antithrombotic agent which binds to vitamin K-dependent coagulation factors, stimulates endothelial nitric oxide production, and limits thrombosis in canine coronary arteries // *Journal of Biological Chemistry*. Vol. 270(14). P. 8179–8187. DOI: 10.1074/jbc.270.14.8179
- Kwak M.L. 2018. Australia's vanishing fleas (Insecta: Siphonaptera): a case study in methods for the assessment and conservation of threatened flea species // *Journal of Insect Conservation*. Vol. 22(3–4). P. 545–550. DOI: 10.1007/s10841-018-0083-7
- von Ihering H. 1891. On the ancient relations between New Zealand and South America // *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand*. Vol. 24. P. 431–445.
- von Ihering H. 1902. Die Helminthen als Hilfsmittel der Zoogeographischen Forschung // *Zoologischer Anzeiger*. Vol. 26. P. 24–51.
- LaFee S. 2006. Parasites lost. Of lice and men and the value of small, disgusting things. San Diego: The San Diego Union-Tribune. Available from: <http://legacy.sandiegouniontribune.com/news/science/20061102-9999-lz1c02parasit.html>
- Lafferty K.D. 2012. Biodiversity loss decreases parasite diversity: theory and patterns // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. Vol. 367(1604). P. 2814–2827. DOI: 10.1098/rstb.2012.0110
- Lafferty K.D., Kuris A.M. 2009. Parasitic castration: the evolution and ecology of body snatchers // *Trends in Parasitology*. Vol. 25(12). P. 564–572. DOI: 10.1016/j.pt.2009.09.003
- Lafferty K.D., Dobson A.P., Kuris A.M. 2006. Parasites dominate food web links // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. Vol. 103(30). P. 11211–11216. DOI: 10.1073/pnas.0604755103
- Lively C.M., Dybdahl M.F., Jokela J., Osnas E.E., Delph L.F. 2004. Host sex and local adaptation by parasites in a snail-trematode interaction // *American Naturalist*. Vol. 164(Suppl. 5). P. 6–18. DOI: 10.1086/424605
- Lovich J.E., Ennen J.R., Agha M., Gibbons W.J. 2018. Where have all the turtles gone, and why does it matter? // *BioScience*. Vol. 68(10). P. 771–781. DOI: 10.1093/biosci/biy095
- Meusnier I., Olsen J.L., Stam W.T., Destombe C., Valero M. 2001. Phylogenetic analyses of *Caulerpa taxifolia* (Chlorophyta) and of its associated bacterial microflora provide clues to the origin of the Mediterranean introduction // *Molecular Ecology*. Vol. 10(4). P. 931–946. DOI: 10.1046/j.1365-294X.2001.01245.x
- Mey E. 1990. Eine neue ausgestorbene Vogel-Ischnozere von Neuseeland, *Huiacola extinctus* (Insecta, Phthiraptera) // *Zoologischer Anzeiger*. Vol. 224(1/2). P. 49–73.
- Mihalca A.D., Gherman C.M., Cozma V. 2011. Coendangered hard-ticks: threatened or threatening? // *Parasites and Vectors*. Vol. 4(1). Art. 71. DOI: 10.1186/1756-3305-4-71
- Millán J., Casanova J.C. 2007. Helminth parasites of the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*) and sympatric carnivores // *Journal of Helminthology*. Vol. 81(4). P. 377–380. DOI: 10.1017/S0022149X07869203
- Millán J., Ruiz-Fons F., Márquez F.J., Viota M., López-Bao J.V., Martín Mateo M.P. 2007. Ectoparasites of the endangered Iberian lynx *Lynx pardinus* and sympatric wild and domestic carnivores in Spain // *Medical and Veterinary Entomology*. Vol. 21(3). P. 248–254. DOI: 10.1111/j.1365-2915.2007.00696.x
- Minchella D.J., Scott M.E. 1991. Parasitism: cryptic determinant of animal community structure // *Tree*. Vol. 6(8). P. 250–254. DOI: 10.1016/0169-5347(91)90071-5
- Moir M.L., Vesik P.A., Brennan K.E.C., Poulin R., Hughes L., Keith D.A., McCarthy M.A., Coates D.J. 2012. Considering extinction of dependent species during translocation, ex situ conservation, and assisted migration of threatened hosts // *Conservation Biology*. Vol. 26(2). P. 199–207. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2012.01826.x
- Musselman L.J., Parker C. 1981. Studies on Indigo Witchweed, the American strain of *Striga gesnerioides* (Scrophulariaceae) // *Weed Science*. Vol. 29(5). P. 594–596. DOI: 10.1017/S0043174500063797
- Ndao M., Magnus E., Buscher P., Geerts S. 2004. *Trypanosoma vivax*: a simplified protocol for in vivo growth, isolation and cryopreservation // *Parasite*. Vol. 11(1). P. 103–106. DOI: 10.1051/parasite/2004111103
- Nichols E., Gómez A. 2011. Conservation education needs more parasites // *Biological Conservation*. Vol. 144(2). P. 937–941. DOI: 10.1016/j.biocon.2010.10.025
- Norton D.A., Carpenter M.A. 1998. Mistletoes as parasites: host specificity and speciation // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 13(3). P. 101–105. DOI: 10.1016/S0169-5347(97)01243-3
- Orlova M.V., Zhigalin A.V. 2014. New records of the bat fly *Basilia mongolensis* in the mountains of Asia (Diptera) // *Vespertilio*. Vol. 17. P. 127–128.
- Orlova M.V., Orlov O.L. 2018. Contribution to the Ectoparasite Fauna of Bats (Chiroptera: Vespertilionidae, Rhinolophidae) of Crimea // *Entomological Review*. Vol. 98(3). P. 319–323. DOI: 10.1134/S0013873818030089
- Orlova M.V., Orlov O.L., Kruskop S.V., Bernikov K.A. 2013. Possibilities for identification of cryptic species of Chiroptera using host-specific ectoparasites // *Biology Bulletin*. Vol. 40(1). P. 111–113. DOI: 10.1134/S1062359013010111
- Orlova M.V., Zhigalin A.V., Zhigalina D.I. 2015. Parasitic gamasid mites (Acari: Mesostigmata) associated with bats (Chiroptera: Vespertilionidae) on Kunashiri Island, with a description of a new species *Spinturnix uchikawai* sp. nov. // *Acta Arachnologica*. Vol. 64(1). P. 27–31. DOI: 10.2476/asjaa.64.27

- Page R.D.M. 2003. Introduction // Tangled Trees: Phylogeny, Cospeciation and Coevolution / R.D.M. Page (Ed.). Chicago: University of Chicago Press. P. 1–21.
- Page R.D., Lee P.L., Becher S.A., Griffiths R., Clayton D.H. 1998. A different tempo of mitochondrial DNA evolution in birds and their parasitic lice // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 9(2). P. 276–293. DOI: 10.1006/mpev.1997.0458
- Pang J., Hoelzel A.R., Song Y., Zeng Z., Zhang Y. 2003. Lack of mtDNA control region variation in Hainan Eld's deer: consequences of a recent population bottleneck // Conservation Genetics. Vol. 4(1). P. 109–112. DOI: 10.1023/A:1021817925740
- Patz J.A., Daszak P., Tabor G.M., Aguirre A.A., Pearl M., Epstein J., Wolfe N.D., Kilpatrick A.M., Foutopoulos J., Molyneux D., Bradley D.J. 2004. Unhealthy landscapes: policy recommendations on land use change and infectious disease emergence // Environmental Health Perspectives. Vol. 112(10). P. 1092–1098. DOI: 10.1289/ehp.6877
- Pedersen A.B., Jones K.E., Nunn C.L., Altizer S. 2007. Infectious diseases and extinction risk in wild mammals // Conservation Biology. Vol. 21(5). P. 1269–1279. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2007.00776.x
- Poulin R., Morand S. 2000. The diversity of parasites // Quarterly Review of Biology. Vol. 75(3). P. 277–293. DOI: 10.1086/393500
- Poulin R., Morand S. 2004. Parasite Biodiversity. Washington DC: Smithsonian Institution Scholarly Press. 216 p.
- Raffel T.R., Martin L.B., Rohr J.R. 2008. Parasites as predators: unifying natural enemy ecology // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 23(11). P. 610–618. DOI: 10.1016/j.tree.2008.06.015
- Ramachandra R.N., Wikel S.K. 1992. Modulation of host immune responses by ticks (Acari: Ixodidae): effect of salivary gland extracts on host macrophages and lymphocyte cytokine production // Journal of Medical Entomology. Vol. 29(5). P. 818–826. DOI: 10.1093/jmedent/29.5.818
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Protasova E.N. 2011. The host-specific parasite *Nippotaenia mogurndae* confirms introduction vectors of the fish *Percocottus glenii* in the Volga river basin // Journal of Applied Ichthyology. Vol. 27(5). P. 1226–1231. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2011.01792.x
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Protasova E.N. 2017. Detection of a neglected introduction event of the invasive fish *Percocottus glenii* using parasitological analysis // Hydrobiologia. Vol. 788(1). P. 65–73. DOI: 10.1007/s10750-016-2987-0
- Ribeiro J.M.C., Makoul G.T., Levine J., Robinson D.R., Spielman A. 1985. Antihemostatic, antiinflammatory, and immunosuppressive properties of the saliva of a tick, *Ixodes dammini* // Journal of Experimental Medicine. Vol. 161(2). P. 332–344.
- Ribeiro J.M.C., Endris T.M., Endris R. 1991. Saliva of the soft tick, *Ornithodoros moubata*, contains anti-platelet and apyrase activities // Comparative Biochemistry and Physiology. Vol. 100(1). P. 109–112. DOI: 10.1016/0300-9629(91)90190-N
- Riley S.P.D., Foley J., Chomel B. 2004. Exposure to feline and canine pathogens in bobcats and gray foxes in urban and rural zones of a National Park in California // Journal of Wildlife Diseases. Vol. 40(1). P. 11–22. DOI: 10.7589/0090-3558-40.1.11
- Robar N., Burness G., Murray D.L. 2010. Tropics, trophics and taxonomy: the determinants of parasite-associated host mortality // Oikos. Vol. 119(8). P. 1273–1280. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2009.18292.x
- Rodriguez A., Carbonell E. 1998. Gastrointestinal parasites of the Iberian lynx and other wild carnivores from central Spain // Acta Parasitologica. Vol. 43(3). P. 128–136.
- Rohr J.R., Dobson A.P., Johnson P.T.J., Kilpatrick A.M., Paull S.H., Raffel T.R., Ruiz-Moreno D., Thomas M.B. 2011. Frontiers in climate change-disease research // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 26(6). P. 270–277. DOI: 10.1016/j.tree.2011.03.002
- Schwanz L. 2008. Chronic parasitic infection alters reproductive output in deer mice // Behavioral Ecology and Sociobiology. Vol. 62(8). P. 1351–1358. DOI: 10.1007/s00265-008-0563-y
- Ševčík M., Benda P., Uhrin M. 2011. First records of the bat fly *Phthiridium biarticulatum* (Diptera: Nycteribiidae) in Crimea // Vespertilio. Vol. 15. P. 159–160.
- Sig A.K., Guney M., Guclu A.U., Ozmen E. 2017. Medicinal leech therapy – an overall perspective // Integrative Medicine Research. Vol. 6(4). P. 337–343. DOI: 10.1016/j.imr.2017.08.001
- Singh A.P. 2010. Medicinal leech therapy (hirudotherapy): a brief overview // Complementary Therapies in Clinical Practice. Vol. 16(4). P. 213–215. DOI: 10.1016/j.ctcp.2009.11.005
- Singh K., Davies G., Alenazi Y., Eaton J.R.O., Kawamura A., Bhattacharya S. 2017. Yeast surface display identifies a family of evasins from ticks with novel polyvalent CC chemokine-binding activities // Scientific Reports. Vol. 7(1). Art. 4267. DOI: 10.1038/s41598-017-04378-1
- Stanyukovich M.K. 1997. Keys to the gamasid mites (Acari: Parasitiformes, Mesostigmata, Macronyssosidea et Laelaptoidea) parasiting bats (Mammalia, Chiroptera) from Russia and adjacent countries // Rudolstädter naturhistorische Schriften. Vol. 7. P. 13–46.
- Stork N.E., Lyal C.H. 1993. Extinction or 'co-extinction' rates? // Nature. Vol. 366(6453). P. 307. DOI: 10.1038/366307a0
- Strachan D.P. 1989. Hay fever, hygiene, and household size // British Medical Journal. Vol. 299(6710): 1259–1260. DOI: 10.1136/bmj.299.6710.1259
- Strona G., Galli P., Fattorini S. 2013. Fish parasites resolve the paradox of missing coextinctions // Nature Communications. Vol. 4. Art. 1718. DOI: 10.1038/ncomms2723
- Summers K., McKeon S., Sellars J., Keusenkothen M., Morris J., Gloeckner D., Pressley C., Price B., Snow H. 2003. Parasitic exploitation as an engine of diversity // Biological Reviews. Vol. 78(4). P. 639–675. DOI: 10.1017/S1464793103000616X
- Telfer S., Lambin X., Birtles R., Beldomenico P., Burthe S., Paterson S., Begon M. 2010. Species interactions in a parasite community drive infection risk in a wildlife population // Science. Vol. 330(6001). P. 243–246. DOI: 10.1126/science.1190333
- Templeton A.R., Robertson R.J., Brisson J., Strasburg J. 2001. Disrupting evolutionary processes: the effect of

- habitat fragmentation on collared lizards in the Missouri Ozarks // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. Vol. 98(10). P. 5426–5432. DOI: 10.1073/pnas.091093098
- Thomas F., Renaud F., Guegan J.F. 2005. Parasitism and Ecosystems. New York: Oxford University Press. 221 p.
- Thomas F., Guégan J.-F., Renaud F. 2009. Ecology and Evolution of Parasitism. New York: Oxford University Press. 240 p.
- Tompkins D.M., Greenman J.V., Hudson P.J. 2001. Differential impact of a shared nematode parasite on two gamebird hosts: implications for apparent competition // *Parasitology*. Vol. 122. P. 187–193. DOI: 10.1017/S0031182001007247
- Tompkins D.M., Sainsbury A.W., Nettleton P., Buxton D., Gurnell J. 2002. Parapoxvirus causes a deleterious disease in red squirrels associated with UK population declines // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. Vol. 269(1490). P. 529–533. DOI: 10.1098/rspb.2001.1897
- Vesk P.A., McCarthy M.A., Moir M.L. 2010. How many hosts? Modelling host breadth from field samples // *Methods in Ecology and Evolution*. Vol. 1(3). P. 292–299. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2010.00026.x
- Waxman L., Smith D.E., Arcuri K.E., Vlasuk G.P. 1990. Tick anticoagulant peptide (TAP) is a novel inhibitor of blood coagulation factor Xa // *Science*. Vol. 248(4955). P. 593–596. DOI: 10.1126/science.2333510
- Wegner K.M., Reusch T.B.H., Kalbe M. 2003. Multiple parasites are driving major histocompatibility complex polymorphism in the wild // *Journal of Evolutionary Biology*. Vol. 16(2). P. 224–232. DOI: 10.1046/j.1420-9101.2003.00519.x
- Weinstock J.V. 2012. The worm returns // *Nature*. Vol. 491(7423). P. 183–185. DOI: 10.1038/491183a
- Whiteman N.K., Parker P.G. 2005. Using parasites to infer host population history: a new rationale for parasite conservation // *Animal Conservation*. Vol. 8(2). P. 175–181. DOI: 10.1017/S1367943005001915
- Whiteman N.K., Santiago-Alarcon D., Johnson K.P., Parker P.G. 2004. Differences in straggling rates between two genera of dove lice (Insecta: Phthiraptera) reinforce population genetic and cophylogenetic patterns // *International Journal for Parasitology*. Vol. 34(10). P. 1113–1119. DOI: 10.1016/j.ijpara.2004.06.003
- Whitrow M. 1990. Wagner-Jauregg and fever therapy // *Medical History*. Vol. 34(3). P. 294–310. DOI: 10.1017/S0025727300052431
- Windsor D.A. 1990. Heavenly hosts // *Nature*. Vol. 348(6297). P. 104. DOI: 10.1038/348104c0
- Windsor D.A. 1995. Equal rights for parasites // *Conservation Biology*. Vol. 9(1). P. 1–2. DOI: 10.1046/j.1523-1739.1995.09010001.x
- Windsor D.A. 1998. Most of the species on Earth are parasites // *International Journal for Parasitology*. Vol. 28(12). P. 1939–1941.
- Wirth T., Meyer A., Achtman M. 2005. Deciphering host migrations and origins by means of their microbes // *Molecular Ecology*. Vol. 14(11). P. 3289–3306. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02687.x
- Zimmer C. 2000. *Parasite Rex: Inside the World of Nature's Most Dangerous Creatures*. New York: Touchstone-Simon and Schuster. 320 p.
- Zuber D., Widmer A. 2000. Genetic evidence for host specificity in the hemiparasitic *Viscum album* L. (Viscaceae) // *Molecular Ecology*. Vol. 9(8). P. 1069–1073. DOI: 10.1046/j.1365-294x.2000.00963.x
- Zuk M. 2007. *Riddled with Life: Friendly Worms, Ladybug Sex, and the Parasites that Make us Who we are*. Orlando: Harcourt Books. 240 p.

References

- Acosta L., León-Quinto T., Bornay-Llinares F.J., Simón M.A., Esteban J.G. 2011. Helminth parasites in faecal samples from the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*). *Veterinary Parasitology* 179(1–3): 175–179. DOI: 10.1016/j.vetpar.2011.01.058
- Afrane Y.A., Githeko A.K., Yan G. 2012. The ecology of *Anopheles* mosquitoes under climate change: case studies from the effects of deforestation in East African highlands. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1249: 204–210. DOI: 10.1111/j.1749-6632.2011.06432.x
- Alekseev A.N., Burenkova L.A., Podboronov V.M., Chunikhin S.P. 1995. Bacteriocidal Qualities of Ixodid Tick (Acarina: Ixodidae) Salivary Cement Plugs and Their Changes Under the Influence of a Viral Tick-Borne Pathogen. *Journal of Medical Entomology* 32(5): 578–582. DOI: 10.1093/jmedent/32.5.578
- Altizer S., Nunn C.L., Lindenfors P. 2007. Do threatened hosts have fewer parasites? A comparative study in primates. *Journal of Animal Ecology* 76: 304–314. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2007.01214.x
- Amundsen P.A., Lafferty K.D., Knudsen R., Primicerio R., Klemetsen A., Kuris A.M. 2009. Food web topology and parasites in the pelagic zone of a subarctic lake. *Journal of Animal Ecology* 78(3): 563–572. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2008.01518.x
- Avise J.C. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution*. New York: Chapman and Hall. 511 p.
- Ayala S.C., Hutchings R. 1974. Hemogregarines (Protozoa: Sporozoa) as zoogeographical tracers of Galapagos Island lava lizards and marine iguanas. *Herpetologica* 30(2): 128–132.
- Beklemishev V.N. 1970. *Biocenological foundations of comparative parasitology*. Moscow: Nauka. 501 p. [In Russian]
- Bender L.C., Schmitt S.M., Carlson E., Hauffer J.B., Beyer D.E. 2005. **Mortality of Rocky Mountain elk in Michigan due to meningeal worm.** *Journal of Wildlife Diseases* 41(1): 134–140. DOI: 10.7589/0090-3558-41.1.134
- Biek R., Drummond A., Poss M. 2006. A virus reveals population structure and recent demographic history of its carnivore host. *Science* 311(5760): 538–541. DOI: 10.1126/science.1121360
- Blackwell A.D., Tamayo M.A., Beheim B., Trumble B.C., Stieglitz J., Hooper P.L., Martin M., Kaplan H., Gurven M. 2015. Helminth infection, fecundity, and age of first pregnancy in women. *Science* 350(6263): 970–972. DOI: 10.1126/science.aac7902

- Blanchet S., Rey O., Berthier P., Lek S., Loot G. 2009. Evidence of parasitemediated disruptive selection on genetic diversity in a wild fish population. *Molecular Ecology* 18(6): 1112–1123. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2009.04099.x
- Bradley C.A., Altizer S. 2007. Urbanization and the ecology of wildlife diseases. *Trends in Ecology and Evolution* 22(2): 95–102. DOI: 10.1016/j.tree.2006.11.001
- Bruyndonckx N., Biollaz F., Dubey S., Goudet J., Christe P. 2010. Mites as biological tags of their hosts. *Molecular Ecology* 19(13): 2770–2778. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2010.04699.x
- Byers J. 1999. The Distribution of an Introduced Mollusc and its Role in the Long-term Demise of a Native Confamilial Species. *Biological Invasions* 1(4): 339–352. DOI: 10.1023/A:1010038001768
- Carlson C.J., Burgio K.R., Dougherty E.R., Phillips A.J., Bueno V.M., Clements C.F., Castaldo G., Dallas T.A., Cizauskas C.A., Cumming G.S., Doca J., Harris N.C., Jovani R., Mironov S., Muellerklein O.C., Proctor H.C., Getz W.M. 2017. Parasite biodiversity faces extinction and redistribution in a changing climate. *Science Advances* 3(9): e1602422. DOI: 10.1126/sciadv.1602422
- Chimiy V.I. 2004. Materials on the flea fauna (Siphonaptera) of the Crimean Peninsula. In: *Problems of Development of Crimea*. Simferopol: Tavriya-Plus. P. 193–196. [In Russian]
- Cizauskas C.A., Carlson C.J., Burgio K.R., Clements C.F., Dougherty E.R., Harris N.C., Phillips A.J. 2017. Parasite vulnerability to climate change: an evidence-based functional trait approach. *Royal Society Open Science* 4(1): 160535. DOI:10.1098/rsos.160535
- Clay T. 1949. Some problems in the evolution of a group of ectoparasites. *Evolution* 3(4): 279–299. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1949.tb00030.x
- Clayton D.H., Johnson K.P., Al-Tamini S. 2003. The ecological basis of coevolutionary history. In: R.D.M. Page (Ed.): *Tangled Trees: Phylogeny, Cospeciation and Coevolution*. Chicago: The University of Chicago Press. P. 310–341.
- Clifford D.L., Mazet J.A.K., Dubovi E.J., Garcelon D.K., Coonan T.J., Conrad P.A., Munson L. 2006. Pathogen exposure in endangered island fox (*Urocyon littoralis*) populations: implications for conservation management. *Biological Conservation* 131(2): 230–243. DOI: 10.1016/j.biocon.2006.04.029
- Cohen J.E., Pimm S.L., Yodzis P., Saldña J. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology* 62(1): 67–78. DOI: 10.2307/5483
- Combes C. 1996. Parasites, biodiversity and ecosystem stability. *Biodiversity and Conservation* 5(8): 953–962. DOI: 10.1007/BF00054413
- Combes C. 2005. *The Art of Being a Parasite*. Chicago, London: University of Chicago Press. 291 p.
- Criscione C.D., Blouin M.S. 2004. Life cycles shape parasite evolution: comparative population genetics of salmon trematodes. *Evolution* 58(1): 198–202. DOI: 10.1554/03-359
- Cumming G.S., van Vuuren D.P. 2006. Will climate change affect ectoparasite species ranges? *Global Ecology and Biogeography* 15(5): 486–497. DOI: 10.1111/j.1466-822X.2006.00241.x
- Cunningham A.A., Daszak P., Rodriguez J.P. 2003. Pathogen pollution: defining a parasitological threat to biodiversity conservation. *Journal of Parasitology* 89: 78–83.
- Dabert J., Alberti G. 2008. A new species of the genus *Coraciacara* (Gabuciniidae, Pterolichoidea) from the huia *Heteralocha acutirostris* (Callaeatidae, Passeriformes), an extinct bird species from New Zealand. *Journal of Natural History* 42(43–44): 2763–2776. DOI: 10.1080/00222930802354142
- Dawkins R., Krebs J.R. 1979. Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 205(1161): 489–511. DOI: 10.1098/rspb.1979.0081
- Dobson A., Lafferty K.D., Kuris A.M., Hechinger R.F., Jetz W. 2008. Homage to Linnaeus: how many parasites? How many hosts? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(Suppl. 1): 11482–11489. DOI: 10.1073/pnas.0803232105
- Dogel V.A. 1947. *Course of general parasitology*. Leningrad: Uchpedgiz. 372 p. [In Russian]
- Duffell E. 2001. Curative power of fever. *Lancet* 358(9289): 1276. DOI: 10.1016/S0140-6736(01)06374-7
- Duncan R.P., Blackburn T.M. 2004. Extinction and endemism in the New Zealand avifauna. *Global Ecology and Biogeography* 13(6): 509–517. DOI: 10.1111/j.1466-822X.2004.00132.x
- Dunn R.R. 2009. Coextinction: anecdotes, models, and speculation. In: S.T. Turvey (Ed.): *Holocene extinctions*. Oxford: University Press. P. 167–180. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780199535095.003.0008
- Dunn R.R., Harris N.C., Colwell R.K., Koh L.P., Sodhi N.S. 2009. The sixth mass coextinction: are most endangered species parasites and mutualists? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1670): 3037–3045. DOI: 10.1098/rspb.2009.0413
- Dunne J.A., Lafferty K.D., Dobson A.P., Hechinger R.F., Kuris A.M., Martinez N.D., McLaughlin J.P., Mouritsen K.N., Poulin R., Reise K., Stouffer D.B., Thieltges D.W., Williams R.J., Zander K.D. 2013. Parasites affect food web structure primarily through increased diversity and complexity. *PLoS Biol* 11(6): e1001579. DOI: 10.1371/journal.pbio.1001579
- Durden L.A., Keirans J.E. 1996. Host-parasite coextinction and the plight of tick conservation. *American Journal of Entomology* 42(2): 87–91. DOI: 10.1093/ae/42.2.87
- Eichler W. 1942. Die Entfaltungsregel und andere Gestzmäßigkeiten in den parasitogenetischen Beziehungen der Mallophagen und anderer ständiger Parasiten zu ihren Wirten. *Zoologische Anzeiger* 137: 77–83.
- Gaither M.R., Aeby G., Vignon M., Meguro Y., Rigby M., Runyon C., Toonen R.J., Wood C.L., Bowen B.W. 2013. An invasive fish and the time-lagged spread of its parasite across the Hawaiian Archipelago. *PLoS One* 8(2): e56940. DOI: 10.1371/journal.pone.0056940
- Glazner J.T., Devlin B., Ellstrand N.C. 1988. Biochemical and morphological evidence for host race evolution in desert mistletoe, *Phoradendron californicum* (Viscaceae). *Plant Systematics and Evolution* 161(1–2): 13–21. DOI: 10.1007/BF00936008
- Gómez A., Nichols E. 2013. Neglected wild life: Parasitic biodiversity as a conservation target. *International*

- Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 2(1): 222–227. DOI: 10.1016/j.ijppaw.2013.07.002
- Gompper M.E., Williams E.S. 1998. Parasite conservation and the black-footed ferret recovery program. *Conservation Biology* 12(3): 730–732. DOI: 10.1111/j.1523-1739.1998.97196.x
- Gorrell J., Schulte-Hostedde A. 2008. Patterns of parasitism and body size in red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Canadian Journal of Zoology* 86(2): 99–107. DOI: 10.1139/Z07-123
- Fahrenholz H. 1913. Ectoparasiten und Abstammungslehre. *Zoologische Anzeiger* 41: 371–374.
- Fleming J.O. 2013. Helminth therapy and multiple sclerosis. *International Journal for Parasitology* 43(3–4): 259–274. DOI: 10.1016/j.ijpara.2012.10.025
- Hamer S.A., Lehrer E., Magle S.B. 2012. Wild birds as sentinels for multiple zoonotic pathogens along an urban to rural gradient in Greater Chicago, Illinois. *Zoonoses Public Health* 59(5): 355–364. DOI: 10.1111/j.1863-2378.2012.01462.x
- Hartigan A., Phalen D.N., Šlapeta J. 2010. Museum material reveals a frog parasite emergence after the invasion of the cane toad in Australia. *Parasites and Vectors* 3(1): 50. DOI: 10.1186/1756-3305-3-50
- Hoelzel A.R., Halley J., O'Brien S.J., Campagna C., Arnborn T., LeBoeuf B., Ralls K., Dover G.A. 1993. Elephant seal genetic variation and the use of simulation models to investigate historical population bottlenecks. *Journal of Heredity* 84(6): 443–449.
- Holdo R.M., Sinclair A.R.E., Dobson A.P., Metzger K.L., Bolker B.M., Ritchie M.E., Holt R.D. 2009. A disease-mediated trophic cascade in the Serengeti and its implications for ecosystem C. *PLoS Biol* 7(9): e1000210. DOI: 10.1371/journal.pbio.1000210
- Hudson P.J., Rizzoli A.P., Grenfell B.T., Heesterbeek H., Dobson A.P. 2002. *The Ecology of Wildlife Diseases*. Oxford: Oxford University Press. 197 p.
- Hudson P.J., Dobson A.P., Lafferty K.D. 2006. Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology and Evolution* 21(7): 381–385. DOI: 10.1016/j.tree.2006.04.007
- Hugot J.-P. 1999. Primates and their pinworm parasites: the Cameron hypothesis revisited. *Systematic Biology* 48(3): 523–546. DOI: 10.1080/106351599260120
- von Ihering H. 1891. On the ancient relations between New Zealand and South America. *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand* 24: 431–445.
- von Ihering H. 1902. Die Helminthen als Hilfsmittel der Zoogeographischen Forschung. *Zoologischer Anzeiger* 26: 24–51.
- IUCN. 2012. *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1, second ed.* Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN. 32 p.
- Jaworski D.C., Simmen F.A., Lamoreaux W., Coons L.B., Muller M.T., Needham G.R. 1995. A secreted calretinin protein in ixodid tick (*Amblyomma americanum*) saliva. *Journal of Insect Physiology* 41(4): 369–375. DOI: 10.1016/0022-1910(94)00107-R
- Jerome C.A., Ford B.A. 2002a. Comparative population structure and genetic diversity of *Arceuthobium americanum* (Viscaceae) and its *Pinus* host species: insight into host–parasite evolution in parasitic angiosperms. *Molecular Ecology* 11(3): 407–420. DOI: 10.1046/j.0962-1083.2002.01462.x
- Jerome C.A., Ford B.A. 2002b. The discovery of three genetic races of the dwarf mistletoe *Arceuthobium americanum* (Viscaceae) provides insight into the evolution of parasitic angiosperms. *Molecular Ecology* 11(3): 387–405. DOI: 10.1046/j.0962-1083.2002.01463.x
- Jetz W., Wilcove D., Dobson A.P. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biol* 5(6): e157. DOI: 10.1371/journal.pbio.0050157
- Karczewski J., Endris R., Connolly T.M. 1994. Disagregin is a fibrinogen receptor antagonist lacking the Arg-Gly-Asp sequence from the tick, *Ornithodoros moubata*. *Journal of Chemical Biology* 269(9): 6702–6708.
- Keller P.M., Waxman L., Arnold B.A., Schultz L.D., Condra C., Connolly T.M. 1993. Cloning of the cDNA and expression of moubatin, an inhibitor of platelet aggregation. *Journal of Chemical Biology* 268(8): 5450–5456.
- Kieser J.A. 1991. Fluctuating odontometric asymmetry, morphological variability, and genetic monomorphism in the cheetah *Acinonyx jubatus*. *Evolution* 45(5): 1175–1183. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1991.tb04384.x
- Klassen G.J. 1992. Coevolution: a history of the macroevolutionary approach to studying host–parasite associations. *Journal of Parasitology* 78(4): 573–587. DOI: 10.2307/3283532
- Koh L.P., Dunn R.D., Sodhi N.S., Colwell R.K., Proctor H.C., Smith V.S. 2004. Species co-extinctions and the biodiversity crisis. *Science* 305(5690): 1632–1634. DOI: 10.1126/science.1101101
- Kubes M., Fuchsberger N., Labuda M., Zuffová E., Nuttall P.A. 1994. Salivary gland extracts of partially fed *Dermacentor reticulatus* ticks decrease natural killer cell activity *in vitro*. *Immunology* 82(1): 113–116.
- Kuris A.M., Hechinger R.F., Shaw J.C., Whitney K.L., Aguirre-Macedo L., Boch C.A., Dobson A.P., Dunham E.J., Fredensborg B.L., Huspeni T.C., Lorda J., Mababa L., Mancini F.T., Mora A.B., Pickering M., Talhouk N.L., Torchin M.E., Lafferty K.D. 2008. Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries. *Nature* 454(7203): 515–518. DOI: 10.1038/nature06970
- Kuwabara K., Pinsky D.J., Schmidt A.M., Benedict C., Brett J., Ogawa S., Broekman M.J., Marcus A.J., Sciacca R.R., Michalak M., Wang F., Pan Y.-C., Grunfeld S., Patton S., Malinski T., Stern D.M., Ryan J. 1995. Calreticulin, an antithrombotic agent which binds to vitamin K-dependent coagulation factors, stimulates endothelial nitric oxide production, and limits thrombosis in canine coronary arteries. *Journal of Biological Chemistry* 270(14): 8179–8187. DOI: 10.1074/jbc.270.14.8179
- Kwak M.L. 2018. Australia's vanishing fleas (Insecta: Siphonaptera): a case study in methods for the assessment and conservation of threatened flea species. *Journal of Insect Conservation* 22(3–4): 545–550. DOI: 10.1007/s10841-018-0083-7
- Labunets N.F., Degtyareva L.V. 1985. On fleas of bats from the North Caucasus. *Parazitologiya* 19(3): 177–180. [In Russian]
- LaFee S. 2006. *Parasites lost. Of lice and men and the value of small, disgusting things*. San Diego: The San

- Diego Union-Tribune. Available from: <http://legacy.sandiegouniontribune.com/news/science/20061102-9999-lz1c02parasit.html>
- Lafferty K.D. 2012. Biodiversity loss decreases parasite diversity: theory and patterns. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 367(1604): 2814–2827. DOI: 10.1098/rstb.2012.0110
- Lafferty K.D., Kuris A.M. 2009. Parasitic castration: the evolution and ecology of body snatchers. *Trends in Parasitology* 25(12): 564–572. DOI: 10.1016/j.pt.2009.09.003
- Lafferty K.D., Dobson A.P., Kuris A.M. 2006. Parasites dominate food web links. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103(30): 11211–11216. DOI: 10.1073/pnas.0604755103
- Lively C.M., Dybdahl M.F., Jokela J., Osnas E.E., Delph L.F. 2004. Host sex and local adaptation by parasites in a snail-trematode interaction. *American Naturalist* 164(Suppl. 5): 6–18. DOI: 10.1086/424605
- Lovich J.E., Ennen J.R., Agha M., Gibbons W.J. 2018. Where have all the turtles gone, and why does it matter? *BioScience* 68(10): 771–781. DOI: 10.1093/biosci/biy095
- Medvedev S.G., Stanjukovich M.K., Tiunov M.P., Farafonova G.V. 1991. Ectoparasites of bats from the Far East of the USSR. *Parazitologiya* 25(1): 27–37. [In Russian]
- Meusnier I., Olsen J.L., Stam W.T., Destombe C., Valero M. 2001. Phylogenetic analyses of *Caulerpa taxifolia* (Chlorophyta) and of its associated bacterial microflora provide clues to the origin of the Mediterranean introduction. *Molecular Ecology* 10(4): 931–946. DOI: 10.1046/j.1365-294X.2001.01245.x
- Mey E. 1990. Eine neue ausgestorbene Vogel-Ischnozere von Neuseeland, *Huiacola extinctus* (Insecta, Phthiraptera). *Zoologischer Anzeiger* 224(1/2): 49–73.
- Mihalca A.D., Gherman C.M., Cozma V. 2011. Coendangered hard-ticks: threatened or threatening? *Parasites and Vectors* 4(1): 71. DOI: 10.1186/1756-3305-4-71
- Millán J., Casanova J.C. 2007. Helminth parasites of the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*) and sympatric carnivores. *Journal of Helminthology* 81(4): 377–380. DOI: 10.1017/S0022149X07869203
- Millán J., Ruiz-Fons F., Márquez F.J., Viota M., López-Bao J.V., Martín Mateo M.P. 2007. Ectoparasites of the endangered Iberian lynx *Lynx pardinus* and sympatric wild and domestic carnivores in Spain. *Medical and Veterinary Entomology* 21(3): 248–254. DOI: 10.1111/j.1365-2915.2007.00696.x
- Minchella D.J., Scott M.E. 1991. Parasitism: cryptic determinant of animal community structure. *Tree* 6(8): 250–254. DOI: 10.1016/0169-5347(91)90071-5
- Moir M.L., Vesk P.A., Brennan K.E.C., Poulin R., Hughes L., Keith D.A., McCarthy M.A., Coates D.J. 2012. Considering extinction of dependent species during translocation, ex situ conservation, and assisted migration of threatened hosts. *Conservation Biology* 26(2): 199–207. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2012.01826.x
- Musselman L.J., Parker C. 1981. Studies on Indigo Witchweed, the American strain of *Striga gesnerioides* (Scrophulariaceae). *Weed Science* 29(5): 594–596. DOI: 10.1017/S0043174500063797
- Ndao M., Magnus E., Buscher P., Geerts S. 2004. *Trypanosoma vivax*: a simplified protocol for in vivo growth, isolation and cryopreservation. *Parasite* 11(1): 103–106. DOI: 10.1051/parasite/2004111103
- Nichols E., Gómez A. 2011. Conservation education needs more parasites. *Biological Conservation* 144(2): 937–941. DOI: 10.1016/j.biocon.2010.10.025
- Norton D.A., Carpenter M.A. 1998. Mistletoes as parasites: host specificity and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 13(3): 101–105. DOI: 10.1016/S0169-5347(97)01243-3
- Okulova N.M., Yudaev O.N., Konstantinov O.K. 1986. On the ecology of the tick *Ixodes pomerantzevi* (Ixodidae). *Parazitologiya* 20(1): 11–14. [In Russian]
- Orlova M.V., Zhigalin A.V., Orlov O.L., Golovanova A.P. 2017. Ectoparasites of *Myotis blythii* (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Tigirek State Nature Reserve. *Proceedings of the Tigirek State National Reserve* 9: 95–99. [In Russian]
- Orlova M.V., Orlov O.L., Kruskop S.V., Bernikov K.A. 2013. Possibilities for identification of cryptic species of Chiroptera using host-specific ectoparasites. *Biology Bulletin* 40(1): 111–113. DOI: 10.1134/S1062359013010111
- Orlova M.V., Zhigalin A.V. 2014. New records of the bat fly *Basilia mongolensis* in the mountains of Asia (Diptera). *Vespertilio* 17: 127–128.
- Orlova M.V., Zhigalin A.V., Zhigalina D.I. 2015. Parasitic gamasid mites (Acari: Mesostigmata) associated with bats (Chiroptera: Vespertilionidae) on Kunashiri Island, with a description of a new species *Spinturnix uchikawai* sp. nov. *Acta Arachnologica* 64(1): 27–31. DOI: 10.2476/asjaa.64.27
- Orlova M.V., Orlov O.L. 2018. Contribution to the Ectoparasite Fauna of Bats (Chiroptera: Vespertilionidae, Rhinolophidae) of Crimea. *Entomological Review* 98(3): 319–323. DOI: 10.1134/S0013873818030089
- Page R.D.M. 2003. Introduction. In: R.D.M. Page (Ed.): *Tangled Trees: Phylogeny, Cospeciation and Coevolution*. Chicago: University of Chicago Press. P. 1–21.
- Page R.D., Lee P.L., Becher S.A., Griffiths R., Clayton D.H. 1998. A different tempo of mitochondrial DNA evolution in birds and their parasitic lice. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9(2): 276–293. DOI: 10.1006/mpev.1997.0458
- Pang J., Hoelzel A.R., Song Y., Zeng Z., Zhang Y. 2003. Lack of mtDNA control region variation in Hainan Eld's deer: consequences of a recent population bottleneck. *Conservation Genetics* 4(1): 109–112. DOI: 10.1023/A:1021817925740
- Patz J.A., Daszak P., Tabor G.M., Aguirre A.A., Pearl M., Epstein J., Wolfe N.D., Kilpatrick A.M., Foutopoulos J., Molyneux D., Bradley D.J. 2004. Unhealthy landscapes: policy recommendations on land use change and infectious disease emergence. *Environmental Health Perspectives* 112(10): 1092–1098. DOI: 10.1289/ehp.6877
- Pedersen A.B., Jones K.E., Nunn C.L., Altizer S. 2007. Infectious diseases and extinction risk in wild mammals. *Conservation Biology* 21(5): 1269–1279. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2007.00776.x
- Poulin R., Morand S. 2000. The diversity of parasites. *Quarterly Review of Biology* 75(3): 277–293. DOI: 10.1086/393500

- Poulin R., Morand S. 2004. *Parasite Biodiversity*. Washington DC: Smithsonian Institute Scholarly Press. 216 p.
- Raffel T.R., Martin L.B., Rohr J.R. 2008. Parasites as predators: unifying natural enemy ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 23(11): 610–618. DOI: 10.1016/j.tree.2008.06.015
- Ramachandra R.N., Wikel S.K. 1992. Modulation of host immune responses by ticks (Acari: Ixodidae): effect of salivary gland extracts on host macrophages and lymphocyte cytokine production. *Journal of Medical Entomology* 29(5): 818–826. DOI: 10.1093/jmedent/29.5.818
- Red Data Book of the Irkutsk Region. Irkutsk: Vremya stranstviy, 2010. 478 p. [In Russian]
- Red Data Book of Republic of Buryatia: Rare and Endangered Species of Animals, Plants and Fungi. Third edition. Ulan-Ude: Publisher of the Buryat Scientific Centre, SB RAS, 2013. 688 p. [In Russian]
- Red Data Book of Primorsky Krai. Animals: Rare and endangered species of plants and animals. Vladivostok: Apelsin, 2005. 448 p. [In Russian]
- Red Data Book of Russian Federation. Animals. Moscow: Astrel, 2001. 862 p. [In Russian]
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Protasova E.N. 2011. The host-specific parasite *Nippotaenia mogurndae* confirms introduction vectors of the fish *Perccottus glenii* in the Volga river basin. *Journal of Applied Ichthyology* 27(5): 1226–1231. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2011.01792.x
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Protasova E.N. 2017. Detection of a neglected introduction event of the invasive fish *Perccottus glenii* using parasitological analysis. *Hydrobiologia* 788(1): 65–73. DOI: 10.1007/s10750-016-2987-0
- Ribeiro J.M.C., Makoul G.T., Levine J., Robinson D.R., Spielman A. 1985. Antihemostatic, antiinflammatory, and immunosuppressive properties of the saliva of a tick, *Ixodes dammini*. *Journal of Experimental Medicine* 161(2): 332–344.
- Ribeiro J.M.C., Endris T.M., Endris R. 1991. Saliva of the soft tick, *Ornithodoros moubata*, contains antiplatelet and apyrase activities. *Comparative Biochemistry and Physiology* 100(1): 109–112. DOI: 10.1016/0300-9629(91)90190-N
- Riley S.P.D., Foley J., Chomel B. 2004. Exposure to feline and canine pathogens in bobcats and gray foxes in urban and rural zones of a National Park in California. *Journal of Wildlife Diseases* 40(1): 11–22. DOI: 10.7589/0090-3558-40.1.11
- Robar N., Burness G., Murray D.L. 2010. Tropics, trophics and taxonomy: the determinants of parasite-associated host mortality. *Oikos* 119(8): 1273–1280. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2009.18292.x
- Rodriguez A., Carbonell E. 1998. Gastrointestinal parasites of the Iberian lynx and other wild carnivores from central Spain. *Acta Parasitologica* 43(3): 128–136.
- Rohr J.R., Dobson A.P., Johnson P.T.J., Kilpatrick A.M., Paull S.H., Raffel T.R., Ruiz-Moreno D., Thomas M.B. 2011. Frontiers in climate change-disease research. *Trends in Ecology and Evolution* 26(6): 270–277. DOI: 10.1016/j.tree.2011.03.002
- Ševčík M., Benda P., Uhrin M. 2011. First records of the bat fly *Phthiridium biarticulatum* (Diptera: Nycteribiidae) in Crimea. *Vespertilio* 15: 159–160.
- Sig A.K., Guney M., Guclu A.U., Ozmen E. 2017. Medicinal leech therapy – an overall perspective. *Integrative Medicine Research* 6(4): 337–343. DOI: 10.1016/j.imr.2017.08.001
- Singh A.P. 2010. Medicinal leech therapy (hirudotherapy): a brief overview. *Complementary Therapies in Clinical Practice* 16(4): 213–215. DOI: 10.1016/j.ctcp.2009.11.005
- Singh K., Davies G., Alenazi Y., Eaton J.R.O., Kawamura A., Bhattacharya S. 2017. Yeast surface display identifies a family of evasins from ticks with novel polyvalent CC chemokine-binding activities. *Scientific Reports* 7(1): 4267. DOI: 10.1038/s41598-017-04378-1
- Schwanz L. 2008. Chronic parasitic infection alters reproductive output in deer mice. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62(8): 1351–1358. DOI: 10.1007/s00265-008-0563-y
- Stanyukovich M.K. 1997. Keys to the gamasid mites (Acari: Parasitiformes, Mesostigmata, Macronyssioidea et Laelaptoidea) parasiting bats (Mammalia, Chiroptera) from Russia and adjacent countries. *Rudolstädter naturhistorische Schriften* 7: 13–46.
- Stork N.E., Lyal C.H. 1993. Extinction or ‘co-extinction’ rates? *Nature* 366: 307. DOI: 10.1038/366307a0
- Strachan D.P. 1989. Hay fever, hygiene, and household size. *British Medical Journal* 299(6710): 1259–1260. DOI: 10.1136/bmj.299.6710.1259
- Strona G., Galli P., Fattorini S. 2013. Fish parasites resolve the paradox of missing coextinctions. *Nature Communications* 4: 1718. DOI: 10.1038/ncomms2723
- Summers K., McKeon S., Sellars J., Keusenkothen M., Morris J., Gloeckner D., Pressley C., Price B., Snow H. 2003. Parasitic exploitation as an engine of diversity. *Biological Reviews* 78(4): 639–675. DOI: 10.1017/S146479310300616X
- Telfer S., Lambin X., Birtles R., Beldomenico P., Burthe S., Paterson S., Begon M. 2010. Species interactions in a parasite community drive infection risk in a wild-life population. *Science* 330(6001): 243–246. DOI: 10.1126/science.1190333
- Templeton A.R., Robertson R.J., Brisson J., Strasburg J. 2001. Disrupting evolutionary processes: the effect of habitat fragmentation on collared lizards in the Missouri Ozarks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98(10): 5426–5432. DOI: 10.1073/pnas.091093098
- Thomas F., Renaud F., Guegan J.F. 2005. *Parasitism and Ecosystems*. New York: Oxford University Press. 221 p.
- Thomas F., Guégan J.-F., Renaud F. 2009. *Ecology and Evolution of Parasitism*. New York: Oxford University Press. 240 p.
- Tiflov V.E., Skalon O.I., Rostigaev V.A. 1977. *Key of Caucasian fleas*. Stavropol: Stavropol Book Publishing House. 278 p. [In Russian]

- Tompkins D.M., Greenman J.V., Hudson P.J. 2001. Differential impact of a shared nematode parasite on two gamebird hosts: implications for apparent competition. *Parasitology* 122: 187–193. DOI: 10.1017/S0031182001007247
- Tompkins D.M., Sainsbury A.W., Nettleton P., Buxton D., Gurnell J. 2002. Parapoxvirus causes a deleterious disease in red squirrels associated with UK population declines. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 269(1490): 529–533. DOI: 10.1098/rspb.2001.1897
- Vesk P.A., McCarthy M.A., Moir M.L. 2010. How many hosts? Modelling host breadth from field samples. *Methods in Ecology and Evolution* 1(3): 292–299. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2010.00026.x
- Waxman L., Smith D.E., Arcuri K.E., Vlasuk G.P. 1990. Tick anticoagulant peptide (TAP) is a novel inhibitor of blood coagulation factor Xa. *Science* 248(4955): 593–596. DOI: 10.1126/science.2333510
- Wegner K.M., Reusch T.B.H., Kalbe M. 2003. Multiple parasites are driving major histocompatibility complex polymorphism in the wild. *Journal of Evolutionary Biology* 16(2): 224–232. DOI: 10.1046/j.1420-9101.2003.00519.x
- Weinstock J.V. 2012. The worm returns. *Nature* 491(7423): 183–185. DOI: 10.1038/491183a
- Whiteman N.K., Santiago-Alarcon D., Johnson K.P., Parker P.G. 2004. Differences in straggling rates between two genera of dove lice (Insecta: Phthiraptera) reinforce population genetic and co-phylogenetic patterns. *International Journal for Parasitology* 34(10): 1113–1119. DOI: 10.1016/j.ijpara.2004.06.003
- Whiteman N.K., Parker P.G. 2005. Using parasites to infer host population history: a new rationale for parasite conservation. *Animal Conservation* 8(2): 175–181. DOI: 10.1017/S1367943005001915
- Whitrow M. 1990. Wagner-Jauregg and fever therapy. *Medical History* 34(3): 294–310. DOI: 10.1017/S0025727300052431
- Windsor D.A. 1990. Heavenly hosts. *Nature* 348: 104. DOI: 10.1038/348104c0
- Windsor D.A. 1995. Equal rights for parasites. *Conservation Biology* 9(1): 1–2. DOI: 10.1046/j.1523-1739.1995.09010001.x
- Windsor D.A. 1998. Most of the species on Earth are parasites. *International Journal for Parasitology* 28(12): 1939–1941.
- Wirth T., Meyer A., Achtman M. 2005. Deciphering host migrations and origins by means of their microbes. *Molecular Ecology* 14(11): 3289–3306. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02687.x
- Zhigileva O.N. 2013. Helminthic fauna of mice (*Apodemus agrarius*, *Mus musculus*) in residential and interresidential territories in Western Siberia. *Povolzhskiy Journal of Ecology* 2: 156–163. [In Russian]
- Zimmer C. 2000. *Parasite Rex: Inside the World of Nature's Most Dangerous Creatures*. New York: Touchstone-Simon and Schuster. 320 p.
- Zuber D., Widmer A. 2000. Genetic evidence for host specificity in the hemiparasitic *Viscum album* L. (Viscaceae). *Molecular Ecology* 9(8): 1069–1073. DOI: 10.1046/j.1365-294x.2000.00963.x
- Zuk M. 2007. *Riddled with Life: Friendly Worms, Ladybug Sex, and the Parasites that Make us Who we are*. Orlando: Harcourt Books. 240 p.

CONSERVATION OF ANIMALS' PARASITE SPECIES: PROBLEMS AND PROSPECTS

Maria V. Orlova^{1,2}, Oleg L. Orlov^{1,3}

¹Tyumen State University, Russia

²National Research Tomsk State University, Russia

e-mail: masha_orlova@mail.ru

³Ural State Medical University, Russia

e-mail: o_l_orlov@mail.ru

Parasitism is a widespread life-history strategy in nature. Despite the abundance of parasitic species, many aspects of their biology (e.g., population parameters, vulnerability degree, extinction possibility, and the need for protection) remain understudied. Parasites are perceived negatively (even by some scientists). This results in the underappreciation of the importance of parasites in the biosphere. In this review, we summarise modern views on the ecological, scientific and applied significance of parasites. According to literature review, parasitism is not considered as a strictly negative phenomenon. And parasites are recognised as significant components of the ecosystem similarly to free-living species. Prospects and extent of co-extinction of parasites with the hosts and the possible consequences of this phenomenon are discussed. Additionally, we discussed the problems and solutions associated with parasitic species conservation as well as recommendations on considering the status of protected species to several ectoparasite species.

Key words: biodiversity conservation, co-extinction, endangered species, parasites