

П А Р А З И Т О Л О Г И Я

В. Б. ДУБИНИН

**ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ВЕРОЯТНЫЕ ПУТИ
РАССЕЛЕНИЯ БЛОХ РОДА *PARIODONTIS* В СВЯЗИ С ИСТОРИЕЙ
ИХ ХОЗЯЕВ (ДИКОБРАЗОВ)**

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 2 VI 1947)

Изучение географического распространения видов и подвидов современных и вымерших дикобразов сем. *Hystriidae* Thomas и специфичных только им блох рода *Pariodontis* Jordan et Rothschild, 1908, позволяет высказать некоторые соображения относительно истории развития и совместного расселения этих животных. Такого рода сопоставления и выводы стали возможными благодаря установлению в настоящее время в паразитологии важных закономерностей^(2, 3, 10, 13-15), из которых видно, что эволюция паразита и хозяина происходит совместно и, как правило, параллельно. Эволюция животных-хозяев и паразитирующих на них насекомых в большинстве случаев протекает с неравномерной скоростью. Видовая дивергенция паразита обычно наступает вслед за дивергенцией хозяина. Это приводит к тому, что таксономические различия паразитов мельче, чем у хозяев. Вследствие этого установление родственных связей между паразитами оказывается иногда проще, чем между более далеко разошедшимися видами и родами хозяев.

Учитывая исторически обусловленную строгую специфичность блох рода *Pariodontis* в отношении дикобразов, мы вправе признать совместное и параллельное эволюционное развитие тех и других. Современные взаимоотношения между блохами рода *Pariodontis* и дикобразами представляются в следующем виде.

Pariodontis riggenbachi (Rothsch., 1904) Jordan et Rothschild, 1908 (= *Pulex riggenbachi* Rothsch., 1904) был описан по 4 самцам и 16 самкам, собранным в 1902 г. в Капской колонии с *Hystrix africae australis zuluensis* Roberts, которых указанные авторы неправильно называют *H. cristatus*⁽⁹⁾. Еще раньше W. Riggenbach собрал 10 самцов и 8 самок блох того же вида в Марокко, с *H. cristatus*, которого по современной номенклатуре (Ellerman, 1940) следует называть *H. cristata occidentanea* Cabrera. С этого же вида в ноябре 1904 г. Riggenbach собрал блох в Марокко. В январе 1904 г. W. J. Ansorge собрал блох в Анголе с *H. africae australis africae australis* Peters, причисляемого авторами также к *H. cristatus*. Все блохи с африканских дикобразов оказались идентичными *P. riggenbachi*. Однако Вагнер⁽¹⁸⁾, просматривая блох с дикобразов из Северной Африки, указывает на наличие некоторых морфологических отличий в строении передней теменной щетинки, отростка P¹ половой клетки самцов и т. п. Он приходит к выводу, что Rothschild (1904, Taf. VIII, Fig. 19) неточно изобразил описываемых блох. Отмечу, что типом служили блохи из Кап-

ской колонии с другого вида дикобраза. *P. ruptorius* Weiss, 1947 (= *Pulex ruptorius* Weiss, 1917) описан по экземплярам из Туниса с *H. cristata* ⁽²¹⁾. Wagner ⁽¹⁹⁾ справедливо сводит этот вид к синониму *P. riggenbachi*. Внимательное изучение приводимого Weiss описания *P. ruptorius* говорит об отличии вида от типичного *P. riggenbachi* по строению половой клешни самцов, форме передней теменной щетинки и другим мелким особенностям строения. *P. subjugis* Jordan, 1925, описан по самцу и 2 самкам с *H. (Acanthion) longicaudata* (Strick.) из Селангора (Малайский полуостров). Jordan отмечает большую близость этой формы к африканским *P. riggenbachi* ⁽⁸⁾. *P. wernecki* Costa Lima, 1940, описан с индийских *H. (Acanthion) bengalen-*

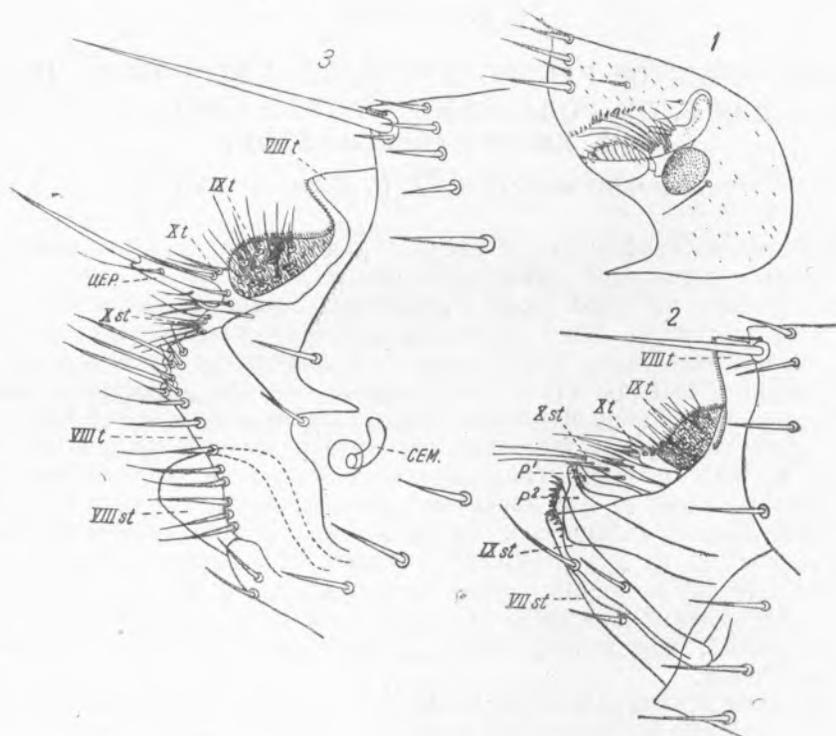


Рис. 1

sis Müller ⁽¹⁰⁾ *P. riggenbachi turkestanica* subsp. nova. 8 самцов и 6 самок собраны мной 14 VIII 1934 г. с *H. leucura satunini* Müller в Копет-Даре, в ущелье Гувен-Дере, около аула Ярты-Кала, и 4 самца и 5 самок в ущелье Кельтичине, 5 IV 1935 г. В описании подвида я укажу только на признаки, отличающие туркменских блох от типичной формы *P. riggenbachi riggenbachi*.

Самец 3,5—4,3 мм длины, самка 3,8—5,0 мм длины, коричневатого-рыжего цвета. Передняя теменная щетинка у обоих полов слабо развита и у некоторых особей отсутствует. Глазная щетинка смещена несколько вперед. На заднем крае ямки у сиков у самцов располагается ряд из 15—19 мелких шипиков, из которых срединные длиннее остальных. Отросток P¹ половой клешни самца очень узкий, ряды щетинок на P² отсутствуют. Субмаргинальный ряд щетинок восьмого тергита самки несколько изогнут и состоит из 9—11 основных и 3—5 промежуточных щетинок. Восьмой стернит самки очень широкий (рис. 1).

Группа *Huysticomorpha* берет свое начало в среднем эоцене, отщепляясь от общего ствола с *Muotomorpha*, и уже в верхнем эоцене и в миоцене настоящие *Huysticoidea* получают пышное развитие ⁽¹³⁾.

Ряд примитивных форм известен из верхнеэоценовых и олигоценовых отложений Южной Европы и Северной Африки, которую и считают за центр развития дикобразовых (¹, ¹³). В олигоцене начинается эмиграция примитивных предков дикобразов к северу, в Европу, и в Южную Америку, где в эоцене вообще не было никаких грызунов. Переселение предков дикобразов из Северной Африки в Южную Америку привело к бурному развитию здесь многих специализированных форм и к широкому расселению их сперва по территории Южной Америки (род *Coendu*); начиная с плейстоцена, южноамериканские лазающие дикобразы проникли в Северную Америку, где дали начало большому числу видов рода *Erethizon*, расселенного от Канады до Мексики.

В Европе предки дикобразов, известные с конца олигоцена, в миоцене достигают уже высокой специализации (*Hystrix refossa* Gerv. из вулканических туфов в *Issoire*, *H. primigenia* Gaudry et Lart из *Pikermi*). В плиоцене дикобразы распространяются значительно далее к северу и являются обычными членами гипарионовой фауны. К сожалению, большая часть форм описана по отдельным зубам и фрагментам челюстей, что затрудняет определение точного систематического их положения. Найденный Рябиным в Бессарабии плиоценовый дикобраз (*H. bessarabica* Riab., 1928), а также дикобразы из плиоценовых отложений Одессы, Нижней Волги и Закавказья (Мограга) обнаруживают примитивное строение жевательной поверхности коренных и в этом отношении приближаются к африканскому виду *H. cristata*. В отложениях четвертичного периода в южной части Русской платформы дикобразы не найдены. В современную нам эпоху распространяющиеся в европейском направлении дикобразы сохранились только в средней и южной Италии.

В то же миоценовое время, в эпоху сильного развития мезитического моря, предки современных дикобразов расселялись в восточном направлении, мигрируя из Африки в Индию через Малую Азию, Ирак, Белуджистан и Афганистан. По пути своего расселения эта группа дикобразов оставляла обособившиеся популяции, которые до настоящего времени сохранились в виде многочисленных локальных форм или подвидов группы *Hystrix leucura* (⁴, ¹¹). О наличии в историческое время направления в расселении дикобразов из Африки говорит родство блох среднеазиатского дикобраза с африканскими блохами. Кроме того, в отложениях четвертичного периода в Закавказье (Бинагады на Апшероне, пещера Сахокиа в Грузии) Громовым (⁵) найден мелкий дикобраз *H. vinogradovi* Gromov с примитивными зубами, ближе стоящий к африканским *H. cristata*, чем к индийским *H. leucura*.

В пределах африканского континента расселение дикобразов шло, видимо, по восточной части материка и в результате привело к дифференциации южной группы дикобразов в группу *Hystrix africae australis*, обнаруживающую черты сходства с североафриканскими *H. cristata*. Связь этих двух групп подтверждается нахождением на них слабо дифференцированных подвидов блох *Parodontis riggenbachi*. Виды *Hystrix galeata*, населяющие Танганяику, Северную Кению и область Килиманджаро, являются промежуточными.

Особую древнюю группу дикобразов, выделяемую в настоящее время в подрод *Acanthion*, представляют мелкие, примитивные, лазающие и наземные дикобразы Индо-Малайской области, происхождение которых нам рисуется в следующем виде. Из северного Пенджаба, геологический возраст которого определяется как верхний миоцен или нижний плиоцен, Golbert (⁵) описал *Sivicanthion complicatus*, который обнаруживает черты сходства с современными *Hystrix* и в большей степени с представителями подрода *Acanthion*. С другой стороны, блоха *Parodontis subjugis*, паразитирующая на малай-

ском дикобразе *Hystrix (Acanthion) longicaudata*, во многих признаках обнаруживает близкое родство с африканскими *P. riggenbachi* и, вероятно, является подвидом последней. Эти факты заставляют нас считать дикобразов подрода *Acanthion* за примитивную группу, получившую самостоятельное развитие в Индо-Малайской области, отделившись, видимо, в олигоцене непосредственно от африканских предков дикобразов. Наконец, описанная Costa Lima⁽¹⁰⁾ блоха с индийских дикобразов также обнаруживает родство с африканскими блохами.

Сопоставление всех зоогеографических и палеонтологических данных о хозяевах интересующих нас паразитов с современным географическим распределением указанных форм блох позволяет сделать следующие выводы.

1. Блохи рода *Pariodontis* распадаются на пять пока еще слабо дифференцированных групп форм, части которых я придаю значение подвидов: а) южноафриканские — *Pariodontis riggenbachi riggenbachi* (Rothsch.), паразитирующие на дикобразах группы *Hystrix africae-australis*; б) североафриканские — *P. riggenbachi ruptorius* (Weiss), паразитирующие на дикобразах группы *H. cristata*; в) среднеазиатские — *P. riggenbachi turkestanica* subsp. nov., паразитирующие на дикобразах *H. leucura satunini*; г) индийские — *P. wernecki* Costa Lima, паразитирующие на дикобразах *H. (Acanthion) bengalensis*; д) малайские — *P. subjugis* Jordan, паразитирующие на примитивных дикобразах Малайского архипелага *H. (Acanthion) longicaudatus*. Для окончательного суждения о видовой или подвидовой самостоятельности указанных форм блох необходимо детальное сравнение паразитов на хороших сериях с дикобразами Северной и Южной Африки, Средней Азии, Индии и Малайского архипелага.

2. Морфологическая и физиологическая специализация на пути видовой дивергенции паразитов идет по линии изменения в строении и хетотаксии головы, брюшных тергитов и стернитов насекомых, отростков половой клешни самцов и адаптаций к различным хозяевам.

3. Все дифференцированные формы *Pariodontis* близки к блохам дикобразов Африки, как вероятного центра развития паразитов этого рода и дикобразов сем. *Hystriidae*. В частности, об африканском происхождении наших дикобразов, наряду с данными палеонтологии и сравнительной морфологии, говорит нахождение в Средней Азии (Копет-Даге) блохи *P. riggenbachi turkestanica* subsp. nova, близкой к блохе дикобразов Африки, а также нахождение у среднеазиатского (*H. leucura satunini*) и закавказского (*H. leucura hirsutirostris*) дикобразов круглых червей (*Trichiuria infundibula* Linstow), идентичных с власоглавами и африканских *H. cristata*. Некоторые данные по общности фауны блох Африки и Азии приводит Вагнер⁽²⁰⁾.

Отдел паразитологии Зоологического института
Академии Наук СССР

Поступило
2 VI 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. И. Аргипуло, Природа, № 12 (1940). ² М. Я. Асс, Тр. Лен. об-ва естествоиспыт., 67, 4 (1938). ³ В. А. Догель, Курс общей паразитологии, 1941. ⁴ J. R. Eilerman, British Museum Natural History, 1, 1940. ⁵ И. М. Громов, Фауна грызунов Бинагадинского четвертичного кладбища, Диссертация ПИН, 1945. ⁶ A. C. Hinton, Ann. Magaz. Nat. History, 10, 12 (1933). ⁷ K. Jordan, Novitates Zoologicae, 32, 1925. ⁸ K. Jordan, III Internation. Entomol. Kongress, Zürich, Juli, 1925, 2, 1926. ⁹ K. Jordan and N. C. Rothschild, J. of Parasitol., Suppl. J. of Hygiene, 1, № 1 (1908). ¹⁰ A. Costa Lima, Ann. Acad. Brasil. Sci., 12, № 2 (1940). ¹¹ M. Lönnerberg, Arkiv för Zoology, 15, № 18 (1923). ¹² A. K. Mordwilko, Arch. f. Naturgesch., N. F., 3 (1943). ¹³ А. Ш. Ромер, Палеонтология позвоночных, 1939. ¹⁴ N. C. Rothschild, Novitates Zoologicae, 9, 1904. ¹⁵ И. А. Рубцов, Природа, 7, 73 (1938). ¹⁶ И. А. Рубцов, Зоол. журн., 18, 4 (1939). ¹⁷ В. Г. Траншель, Сов. ботаника, № 6, 133 (1936). ¹⁸ Ю. Н. Вагнер, Тр. Русск. энтомолог. об-ва, 39 (1910). ¹⁹ J. N. Wagner, Katalog der palaearktischen Aphanipteren, Wien, 1920. ²⁰ J. N. Wagner, Zoogeographica, 1, № 2 (1932). ²¹ A. Weiss, Bull. de la Société d'histoire Naturelle de l'Afrique du Nord, 8 (1917).