

Научная статья

УДК 619:616.995.772:636.32/.38

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2022-16-1-70-84>

Морфологические адаптации и трофические связи преимагинальных стадий *Wohlfahrtia magnifica* Schiner, 1862 (Diptera, Sarcophagidae). Структурно-функциональная организация паразитарной системы при вольфартиозе овец

Василий Петрович Толоконников¹, Вячеслав Вячеславович Марченко², Виктор Васильевич Михайленко³, Виктория Сергеевна Соколова⁴

¹⁻⁴Ставропольский государственный аграрный университет, г. Ставрополь, Россия

¹ow.tol@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7972-4292>

²vmedelika@mail.ru, <https://orcid.org/0001-0001-9775-4292>

³viktor.mihaylenKO@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8026-6209>

⁴Sokolovavika1996@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-21821-2092>

Аннотация

Цель исследований: изучение морфо-биологических особенностей, трофических связей преимагинальных стадий *Wohlfahrtia magnifica* – возбудителей облигатных тканевых миазов у овец.

Материалы и методы. Исследования проводили в степной зоне Ставропольского края в овцеводческих хозяйствах разных форм собственности. Определяли показатели экстенсивности и интенсивности вольфартиозной инвазии, причины распространения вольфартиоза. Учет численности и поведенческие реакции имаго *W. magnifica* изучали при пастбищном и стационарном содержании овец. Учитывали продолжительность жизни и показатели экологической пластичности имаго и личинок вольфартовой мухи. Плодовитость самок определяли методом ручного препарирования под микроскопом МБС-1. При спонтанном и искусственном заражении овец изучали процесс формирования миаса и преимагинального развития паразитирующих личинок *W. magnifica*. Клинические исследования животных проводили по общепринятым методикам.

Результаты и обсуждение. Результаты проведенных исследований позволили установить, что преимагинальное развитие *W. magnifica* Schiner, 1862 в организме хозяина характеризуется кооперацией паразитирующих личинок в процессе развития миаса, комплексом морфологических и физиологических адаптаций, которые связаны с изменением внешнего и внутреннего строения паразитов и функционирования систем их органов. Патогенное действие паразита на организм хозяина (первичное, или специфическое) обусловлено его морфофизиологическими особенностями. Описан феномен внекишечного пищеварения у личинок вольфартовых мух. Питание – основа симбиоза и паразитизма, а знание механизмов, с помощью которых паразиты абсорбируют и частично утилизируют нутриенты, имеет фундаментальное значение для понимания паразитизма и отношений паразит-хозяин.

Ключевые слова: *Wohlfahrtia magnifica*, паразитирующие личинки, трофические связи, морфологические адаптации

Прозрачность финансовой деятельности: никто из авторов не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

Конфликт интересов отсутствует

Для цитирования: Толоконников В. П., Марченко В. В., Михайленко В. В., Соколова В. С. Морфологические адаптации и трофические связи преимагинальных стадий *Wohlfahrtia magnifica* Schiner, 1862 (Diptera, Sarcophagidae). Структурно-функциональная организация паразитарной системы при вольфартиозе овец // Российский паразитологический журнал. 2022. Т. 16. № 1. С. 70–84.

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2022-16-1-70-84>

© Толоконников В. П., Марченко В. В., Михайленко В. В., Соколова В. С., 2022



Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0 License.
The content is available under Creative Commons Attribution 4.0 License.

Original article

Morphological adaptations and food chains of preimaginal stages of *Wohlfahrtia magnifica* Schiner, 1862 (Diptera, Sarcophagidae). Structure functional organization of the parasitic system in wolfarthiosis of sheep

Vasily P. Tolokonnikov¹, Vyacheslav V. Marchenko²,
Viktor V. Mikhailenko³, Victoria S. Sokolova⁴

¹⁻⁴ Stavropol State Agrarian University, Stavropol, Russia

¹ w.tol@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7972-4292>

² vmedelika@mail.ru, <https://orcid.org/0001-0001-9775-4292>

³ viktor.mihaylenKO@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8026-6209>

⁴ Sokolovavika1996@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-21821-2092>

Abstract

The purpose of the research is the study of morpho-biological characteristics and food chains of the preimaginal stages of *Wohlfahrtia magnifica*, pathogens of obligate tissue myiasis in sheep.

Materials and methods. The studies were performed on sheep farms of various forms of ownership in the steppe zone of the Stavropol Territory. We determined the prevalence and intensity rates of *W. magnifica* infection and causes of wolfarthiosis spreading. The number and behavioral responses of *W. magnifica* imagoes were studied in grazing and stationary management of sheep. We took into account the life expectancy and ecological plasticity rates of *W. magnifica* adults and larvae. The fecundity of females was determined by manual preparation under an MBS-I microscope. The myiasis development process and preimaginal development of parasitic *W. magnifica* larvae were studied in spontaneous and artificial infection of sheep. Clinical studies of animals were performed according to generally accepted methods.

Results and discussion. The results of the studies made it possible to establish that the preimaginal development of *W. magnifica* Schiner, 1862 in the host is characterized by the cooperation of parasitic larvae during the myiasis development and by a complex of morphological and physiological adaptations associated with changes in the external and internal structure of parasites and in the functioning of the systems of their organs. The pathogenic effect of the parasite on the host (primary, or specific) is due to its morphophysiological characteristics. The phenomenon of extraintestinal digestion in the *W. magnifica* larvae was described. Nutrition is the basis of symbiosis and parasitism, and knowledge of the mechanisms by which parasites absorb and partially utilize nutrients is fundamental to understanding parasitism and parasite-host relationships.

Keywords: *Wohlfahrtia magnifica*, parasitic larvae, food chains, morphological adaptations

Financial Disclosure: none of the authors has financial interest in the submitted materials or methods.

There is no conflict of interests

For citation: Tolokonnikov V. P., Marchenko V. V., Mikhailenko V. V., Sokolova V. S. Morphological adaptations and food chains of preimaginal stages of *Wohlfahrtia magnifica* Schiner, 1862 (Diptera, Sarcophagidae). Structure functional organization of the parasitic system in wolfarthiosis of sheep. *Rossiyskiy parazitologicheskii zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2022; 16 (1): 70–84. (In Russ.).

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2022-16-1-70-84>

© Tolokonnikov V. P., Marchenko V. V., Mikhailenko V. V., Sokolova V. S., 2022

Введение

Северо-Кавказский Федеральный округ (СКФО) составляет значительную составную часть крупного экономического района Северного Кавказа с условиями, благоприятными для развития овцеводства, и является центром улучшения породного состава и повышения продуктивности овец в Российской Федерации.

В настоящее время в СКФО и Южном (ЮФО) Федеральных округах сосредоточено 9434,2 и 5945,5, тыс. голов соответственно. В СКФО по регионам первое место по численности овец занимает Республика Дагестан, второе – Республика Калмыкия, третье – Ставропольский край.

Овцеводство обеспечивает легкую промышленность широким ассортиментом ценного сырья: шерстью, овчиной, каракулем, а также поставляет населению высококачественные продукты питания: мясо, молоко, сыр, бараний жир. Отдельные виды продукции овцеводства используются в медицине, парфюмерной отрасли, промышленности и строительстве. Решается задача увеличения продукции овцеводства на основе дальнейшей интенсификации этой отрасли.

Существенным препятствием развития овцеводства и повышения продуктивности овец являются инвазионные болезни, к числу которых относится и вольфартиоз овец, возбудителем которого являются личинки *Wohlfahrtia magnifica* Schiner, 1862 (Diptera, Sarcophagidae). Установлено, что Ставропольском крае за весенне-летний период вольфартиозом поражается 25–50% поголовья овец разных половозрастных групп [23–26]. У инвазированных животных ослаблен иммунитет, снижаются шерстная, мясная и молочная продуктивность, племенные качества. При отсутствии лечебной помощи инвазированные животные погибают или подлежат выбраковке. Вольфартовые мухи, как компонент синантропного комплекса, участвуют в процессах трансмиссивной передачи возбудителей болезней различной и незаразной этиологии.

Род *Wohlfahrtia* в мировой фауне насчитывает более 20 видов, на территориях Российской Федерации и стран СНГ зарегистрировано 9. Это относительно малоспециализированная группа, в составе которой встречаются копрофаги, некрофаги и истинные паразиты.

В доступной литературе отражены результаты исследований видового состава сем. Sarcophagidae (Diptera) в фаунистических синантропных комплексах различных ландшафтных зон на территории бывшего СССР [21], распространения, биологии, экологии вольфартовой мухи в Казахской ССР [1], Украинской ССР [9], Калмыцкой АССР [23], Таджикской ССР [22], Туркменской ССР [32], Узбекской ССР [13], Ставропольском крае [15, 24–26].

Имеются данные о распространении миазов в Италии [39], Европейской части Турции [50], Латинской Америке и Карибском бассейне [51], Испании [36], Швейцарии [52], Венгрии [43, 45, 47], Словакии [46], Индии [42].

Приводятся данные оценки иммунитета у инвазированных овец [44], результаты изучения эффективности иммунизации овец с использованием антигенов из личинок *Lucilia cuprina* [38], опрыскивания овец растворами или эмульсиями пестицидов [48].

Биология, экология, морфологические особенности имаго и преимагинальных стадий рода *Wohlfahrtia* изучены недостаточно [10], а имеющиеся результаты исследований носят фрагментарный характер.

Если бы биология всех видов *Wohlfahrtia* была изучена, то данные исследований продемонстрировали бы пример неоднократного возникновения паразитизма в пределах одного рода [12]. В тоже время, известно, что сравнительные исследования насекомых разных групп, особенно паразитических, имеют важное значение в изучении их структурных особенностей, адаптаций, диагностических признаков, филогении [17–21].

Важное значение имеют успехи фундаментальной науки в области изучения сравнительной анатомии, физиологии, морфологии, морфофункциональной специализации беспозвоночных [3, 4, 6, 28, 31, 34, 35], оценки паразитизма как явления [5, 8, 14, 33], определения патогенетической сущности воздействия паразитов (и их ассоциаций) на организм хозяина [15, 16], особенностей функционирования и саморегуляции паразитарных систем [2, 7],

До настоящего времени остаются недостаточно изученными многие вопросы морфологических адаптаций, трофических связей, патогенетической сущности воздействия паразитирующих личинок *W. magnifica* на организм хозяина, а имеющиеся результаты ис-

следований носят фрагментарный характер. Существует необходимость изучения метаморфоза возбудителей миазов с целью определения наиболее уязвимых звеньев в их популяционном развитии и разработки на этой основе экологически обоснованных мер борьбы с ними.

Цель наших исследований – изучение морфо-биологических особенностей, трофических связей преимагинальных стадий *W. magnifica* – возбудителей облигатных тканевых миазов у овец.

Материалы и методы

В процессе исследований использовали комплексный подход, включающий методы статистики, эпизоотологического обследования животных, клинических, морфологических и экспериментальных исследований в биологии, экологии и ветеринарной медицине.

Изучение распространения вольфартиоза основывалось на данных, полученных при проведении экспедиционных выездов и стационарных наблюдений в степной зоне Ставропольского края в овцеводческих хозяйствах разных форм собственности. Определяли показатели экстенсивности и интенсивности вольфартиозной инвазии, причины распространения вольфартиоза. Учет численности и поведенческие реакции имаго *W. magnifica* проводили при пастбищном и стационарном содержании овец. Учитывали продолжительность жизни и показатели экологической пластичности имаго и личинок вольфартовой мухи. Плодовитость самок определяли методом ручного препарирования под микроскопом МБС-1.

При спонтанном и искусственном заражении овец изучали процесс формирования миазы и преимагинального развития паразитирующих личинок *W. magnifica*. Клинические исследования животных проводили по общепринятым методикам.

Компьютерную томографию осуществляли с использованием рентгеновского микро-томографа Skysgan 1176 (Bruker, Бельгия). Рентгенконтрастирование исследуемого материала, предварительно фиксированного в 10%-ном растворе забуференного нейтрального формалина, обезвоженного в спиртах восходящей концентрации, проводили в 1%-ном спиртовом растворе J2 в течение 24 ч. Обь-

екты исследований сканировали в программе «Skysgan1176», реконструировали в программе «Nregon» (1.7. 4.2, Bruker-micro, Бельгия). Ориентацию в пространстве (x, y, z) и выделение отдельных областей реконструированных материалов определяли в программе «DataViever» (1.5.6.2, Bruker-micro, Бельгия).

Изображения объектов КТ описывали с учетом градации серого цвета от 0 до 255 ед. Визуализацию и анализ данных проводили в программе «CT-analyser» (1.18.4.0, Bruker-micro, Бельгия), 3D визуализацию полученных материалов – в программе «CTvox» (3.3.0r 1403, Bruker-micro, Бельгия). Обработку морфометрических данных осуществляли на основе однофакторного дисперсионного анализа в программе «Primer».

Результаты и обсуждение

Энтомология получила статус самостоятельной дисциплины в связи с установлением исключительно важной роли членистоногих в окружающей среде и хозяйственной деятельности человека. Учеными проведены фундаментальные исследования фауны, сравнительной морфологии и филогении, физиологии, метаболизма, метаморфоза, экологии особей, популяций и сообществ насекомых [3, 4, 11, 12, 17–20, 28, 30, 34, 35]. Как самостоятельная наука, энтомология дифференцировалась на общую и прикладную: сельскохозяйственную, лесную, медицинскую и ветеринарную.

Нами установлено, что вольфартиоз овец имеет широкое распространение в Ставропольском крае и наносит овцеводству значительный экономический ущерб [15, 24–26]. Имаго – свободноживущие, питаются нектаром цветов, раневым экссудатом, фекалиями. В процессе преимагинального развития *W. magnifica* проходит три стадии личинки (три возраста), куколки (внутри пупария) и имаго (собственно мухи). Процесс рождения *W. magnifica* (вылупления из пупария) сопровождается выходом из почвы, расправлением крыльев, пигментацией и затвердением покровов.

Морфологически личинки *W. magnifica* похожи на личинок мух высших двукрылых других видов. Форма их тела однообразная, удлинённая, с редуцированной головной капсулой (рис. 1).

Различают 12 видимых сегментов. Кутикула у личинок складчатая, морщинистая, окра-



Рис.1. Личинка *Wohlfahrtia magnifica* Schiner, 1862 (Diptera, Sarcophagidae) (ув. ×100)

[Fig.1. Larva of *Wohlfahrtia magnifica* Schiner, 1862 (Diptera, Sarcophagidae) (×100)]

Примечание. Все приведенные в статье рисунки оригинальные

[Note. All drawings in this article are original]

ска однородная, серо-белого, желтоватого или другого цвета – определяется цветом жирового тела, просвечивающегося через кутикулу. Кутикула личинки покрыта хитиновыми шипами, которые распределяются по ее поверхности с определенной закономерностью. У личинок третьего возраста шипы сосредоточены на границе сегментов, имеют темную, интенсивную окраску, располагаются полосой или перевязью, собраны в прерывистые ряды неправильной формы, что делает личинки заметными при внешнем осмотре.

На первом сегменте (псевдоцефале) расположены: ротовое отверстие, сенсорные органы (не пигментированные образования), число и форма которых различны и хорошо развиты, изогнутые, серповидные ротовые крючья (рис. 2). В теле личинки крючья располагаются таким образом, что на нижней стороне псевдоцефала выдаются передний и задний окончания крючьев, выпуклая же их сторона направлена вверх и находится внутри псевдоцефала (рис. 2).

За псевдоцефалом следуют три грудных и восемь брюшных сегментов. На дорсальной стороне восьмого сегмента расположены парные дыхальца. Последний сегмент представлен возвышениями, которые окружают анальное отверстие. Тело личинки характеризуется достаточно узким первым сегментом и слегка расширенным последним.

На первом грудном сегменте находятся три ряда шипов, которые располагаются зоной окружения псевдоцефала. По поверхности тела личинки шипы образуют зоны геометрически правильных рядов хитиновых крючьев, направленных острием в противоположную от псевдоцефала сторону.

Вооружение брюшной стенки личинки представлено шипами второго порядка. В меньшей степени подобное строение шипов свойственно и нескольким передним сегментам. Шипы грудных сегментов увеличены в размерах. На втором и третьем грудных сегментах имеется два полных и один короткий ряд шипов. Зоны шипов двух последних брюшных сегментов усилены дополнительным рядом мелких шипов. Вооружение спинной поверхности личинки в области второго и третьего грудных и первого брюшного сегментов дополняется одним коротким рядом шипов. В двух последних рядах средней части тела личинки шипы отсутствуют. Отдельные ряды хитиновых шипов имеют диагональное (асимметричное) соединение между собой. Ротовые крючья личинки в совокупности с шипами ее первого грудного сегмента и прочной их фиксации, образуют мощный рычаг, который обеспечивает возможность подтягивания тела личинки при ее передвижении в тканях организма хозяина.

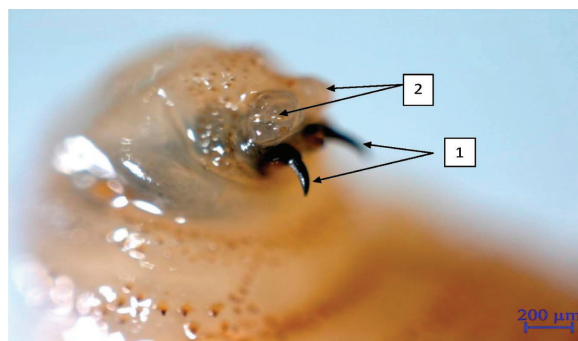


Рис. 2. Псевдоцефал (ув. ×200): ротовые изогнутые крючья личинки (1), сенсорные органы (2)

[Fig. 2. Pseudocephal (×200): oral curved hooks of the larva (1), sensory organs (2)]

Структура ротоглоточного аппарата. Ротоглоточный аппарат характеризуется сильным развитием, достигает у личинок первого возраста длины 0,29 мм, по строению

сходен с таковыми у личинок второго и третьего возрастов. В нем различают оральный, гипостомальный и фарингеальный отделы. В состав головного сегмента входят псевдоцефал и ротовые крючья.

В оральном отделе находится ротовое отверстие, перед которым расположена особая полость (атриум), выход из которой во внешнюю среду является функционирующим ротовым аппаратом (рис. 3).

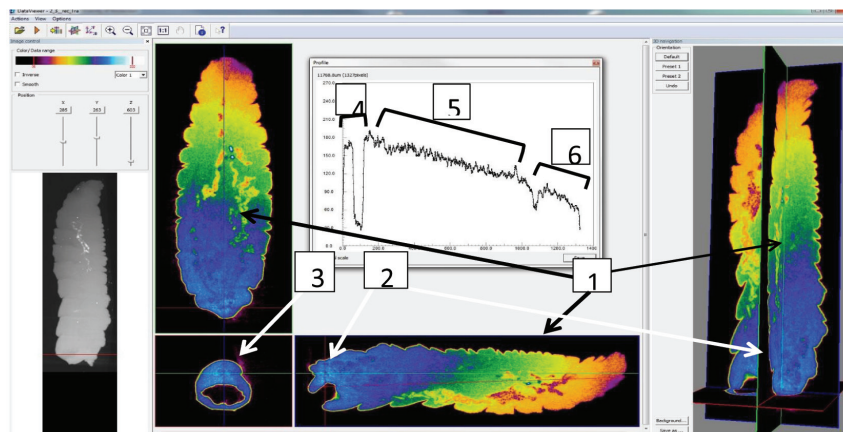


Рис. 3. Тонкосрезовая 3Д томограмма личинки вольфартовой мухи с контрастным усилением (ув. $\times 500$):

- 1 – тело личинки; 2 – ротовая полость; 3 – атриум;
4–6 – сопоставимая длина кишечника по отделам:
4 – передний отдел; 5 – средняя кишка; 6 – задняя кишка

[Fig. 3. Thin-section 3D tomogram of wolfart fly larvae with contrast enhancement ($\times 500$):

- 1 – the body of the larva; 2 – oral cavity; 3 – atrium;
4–6 – comparable length of the intestine by sections:
4 – anterior section; 5 – middle intestine; 6 – hindgut]

Атриум имеет хитиновое покрытие. В структуре орального отдела находится гипофаринкс (подглоточник) – язычкообразное выпячивание внутренней склеротизированной стенки ротовой полости. Гипофаринкс расположен под глоткой и разделяет атриум на передний и задний отделы. В переднем отделе (цибарии) открывается ротовое отверстие, в задний (саливарий) – впадает проток слюнных желёз. В оральном отделе расположены ротовые крючья, которые выполняют функции: фиксации личинок в организме хозяина, альтерации, деструкции органов и тканей в местах их локализации. Ротовые крючья (в основании) соединены между собой срединной пластиной и базальными склеритами, что обеспечивает надежность и прочность их конструкции. Гипостомальный отдел состоит из двух параллельных гипостомальных склеритов, фарингеальный отдел представлен одним крупным склеритом, разделенным на два спинных крыла.

Преимагинальное развитие и питание личинок в миазе. *W. magnifica* – живородящие на-

секомые, их личинки являются возбудителями облигатных тканевых злокачественных миазов. Круг хозяев паразитирующих личинок вольфартовой мухи необычайно широк – от рептилий до теплокровных. Они развиваются в ранах, естественных полостях, на слизистых оболочках животных разных видов. При возможности выбора жертвы – чаще нападают на овец. В организме хозяина отрожденные личинки вступают в пору интенсивного питания, роста и развития. Питаются исключительно живыми тканями, могут поражать обширные участки тела у инвазированных животных. Процесс развития личинок завершается в течение 5–7 сут, за которые они проходят две линьки, после каждой из которых они переходят в следующую стадию развития или возраст.

Размещение паразитов в миазе. В центре располагаются личинки третьей стадии, за ними – второй, по периферии миазы – первой стадии (рис. 4).

Установлено, что трофические связи личинок в организме хозяина демонстрируют-



Рис. 4. Размещение паразитирующих личинок *W. magnifica* в миазе у овец

[Fig. 4. Placement of parasitic larvae of *W. magnifica* in myiasis in sheep]

ся феноменом внекишечного пищеварения. В научной литературе имеются сообщения о внекишечном пищеварении у личинок мух других видов [40, 41].

Процесс внекишечного пищеварения у личинок вольфартовых мух осуществляется на основе введения ими в раны животных энзимов в составе секретов слюнных желез. Набор пищеварительных ферментов определяется типом питания. Отмечено, что органы и ткани у инвазированного животного (уже разрушенные ротовыми крючьями и хитиновыми шипами личинок) подвергаются ферментативному лизису, частично перевариваются, а затем поглощаются личинками в форме готового пищевого субстрата. В основе энзимологической деструкции пищевого субстрата лежат процессы гидролиза компонентов пищи: белков, жиров и углеводов. Высокомолекулярные вещества пищевого субстрата разлагаются на более простые соединения с образованием истинных растворов, способные проникать через стенки кишечника. Основные пищеварительные ферменты у личинок представлены тремя группами: протеолитическими (протеазы), липолитическими (липазы), карболитическими (карбогидразы). Полученная в процессе питания энергия используется паразитами в процессах дальнейшего развития, роста, компенсации энергетических затрат.

Кишечный канал у личинок мух Вольфарта. Расположен между ротовым и анальным отверстиями. Ротовой аппарат сосущего типа, представлен: ротовой полостью, пищеводом, глоткой, через посредство которых личинки всасывают жидкую часть разжиженной пищи: слюну, кровь, лимфу, тканевую жидкость, экс-

судат, белковый субстрат. Морфологически и по происхождению кишечный канал состоит из передней, средней и задней кишок.

Передняя кишка (стомодеум) выстлана кутикулярной интимой – продолжением кутикулы тела личинки (см. рис. 3). Передняя кишка связана с ротовой полостью, глоткой (кольцевое отверстие), пищеводом (трубкой), проventрикулом (мышечным желудком), представляющим полость с развитыми мышечными стенками и кутикулярными зубцами. Его функция заключается в механической переработке пищи, ее измельчении и продвижении в среднюю кишку. В других случаях он отфильтровывает плотные частицы пищи от жидкой составляющей. В ротовой полости происходит обработка пищи секретами слюнных желез. Глотка и пищевод выполняют функцию проведения пищевого субстрата в кишечный тракт личинки. Глотка у личинок вольфартовых мух, которые питаются жидким пищевым субстратом, мускулистая, выполняет функцию насоса. Зоб, как продолжение пищевода, служит резервуаром накопления пищи. У личинок вольфартовых мух имеются парные слюнные железы, которые связаны с нижней губой (лабиум) и расположены под средней кишкой (рис. 5).



Рис. 5. Слюнная железа личинки *W. magnifica* (1) (ув. $\times 200$)

[Fig. 5. Salivary gland of *W. magnifica* larvae (1) ($\times 200$)]

Слюнные железы у личинок парные, эллипсообразной формы, находятся на близком расстоянии друг от друга. Протоки желез соединяются в общий слюнный проток у основания нижней губы, который открывается в

преоральную полость. Лабиальные железы секретуют ряд пищеварительных энзимов и антикоагулянты, которые предотвращают коагуляцию крови, поглощенной из организма хозяина. Введение слюны личинками в зону подчиняется принципу Awati [37] – не смешивания потоков слюны и жидкой фракции пищи в пределах ротового аппарата личинок, для чего существуют различные морфологические структуры и механизмы.

Средняя кишка (мезентерон) не имеет кутикулярной выстилки. Морфометрически кишечник у личинок вольфартовых мух второго и третьего возрастов имеет сопоставимо большую (в 5–6 раз) длину в сравнении с их телом. Между передней и средней кишками расположен кардиальный клапан, между средней и задней – пилорический. Внутренние органы личинок мух заключены в экзоскелет, защищающий их от внешних воздействий. Выросты внутренних органов у личинок, окружены тонкой кутикулярной оболочкой и находятся внутри экзоскелета.

Пищеварение – сложный процесс. Его сущность заключается в необходимости переработки пищи для последующего ее всасывания кишечником, поскольку пищевой субстрат, поступивший из организма хозяина в первоначальном виде, не усваивается личинками вольфартовой мухи. В переднем и заднем окончаниях средней кишки имеются слепые образования («карманы»), которые, по-видимому, выполняют функцию увеличения площади всасывания. Установлено, что переваривание пищи у личинок вольфартовых мух осуществляется при посредстве процессов фагоцитоза, пиноцитоза, пристеночного пищеварения. Средняя кишка выстлана столбчатыми клетками, среди которых рассеяны крипты, или регенеративные участки, в которых находятся активно делящиеся клетки, обновляющие эпителий. Обратным по отношению к передней и задней кишкам является расположение слоев мышечных оболочек средней кишки, внутренний слой которой состоит из кольцевых мышц, наружный – из продольных. Процесс пристеночного пищеварения принципиально отличается от полостного. Он демонстрируется векторным характером расположения активных центров энзимов, что сопряжено с транспортными системами мембраны. В этом варианте процесс переваривания пищевого субстрата реализу-

ется в совокупности полостного, мембранного пищеварения и продуктов их всасывания. Транспортные системы, предназначенные для обеспечения всасывания, расположены на той же клеточной поверхности, что и пищеварительные ферменты, благодаря чему процесс ассимиляции пищи осуществляется максимально эффективно. Установлено, что скоростные характеристики полостного гидролиза, мембранного гидролиза и всасывания расщепляемых нутриентов находятся в одной полосе значений, вследствие чего формируется «пищеварительно-транспортный конвейер» [20].

Задняя кишка (проктодеум) выстлана кутикулярной интимой; является продолжением кутикулы тела личинки. Здесь находятся ректальные железы. Задняя кишка подразделяется на тонкую, толстую и прямую кишки и оканчивается анальным отверстием. Граница средней и задней кишок служит местом впадения мальпигиевых сосудов. В задней кишке осуществляются процессы усвоения пищи, отбор воды из пищевой массы, формирование и вывод экскрементов в окружающую среду. Полученные в результате пищеварения продукты метаболизма выводятся из организма паразитов при участии жирового тела, пищеварительной, выделительной, дыхательной и других систем.

Жировое тело личинки представлено рыхлой тканью, пронизанной трахеями, которая заполняет пространства между ее внутренними органами (рис. 6), выполняет каркасную, «скелетную» функцию (рис. 7).

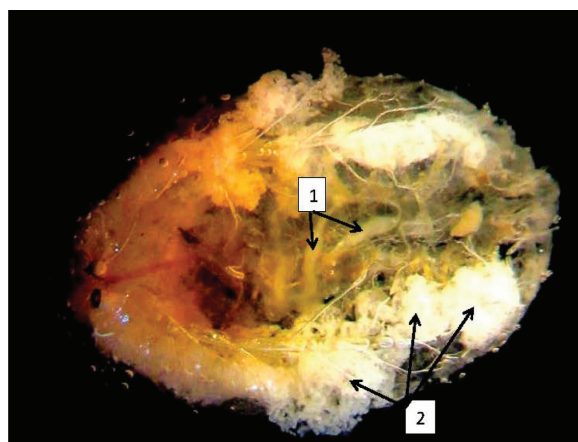


Рис. 6. Петли кишечника в просвете жирового тела личинки (ув. $\times 100$)

[Fig. 6. Loops of intestines in the lumen of the fatty body of the larva ($\times 100$)]

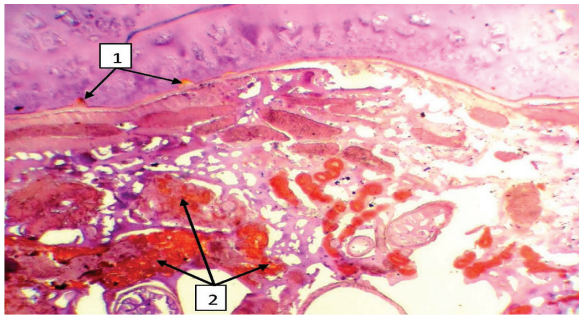


Рис. 7. Продольный срез личинки (окраска суданом III $\times 100$): кутикула с шипами (1); жировая ткань (2)
 [Fig. 7. Longitudinal section of the larva (stained with Sudan III $\times 100$): cuticle with spines (1); adipose tissue (2)]

В структуре жирового тела выделяют два слоя: висцеральный, прилегающий к кишечнику, и париетальный – расположенный ближе к кутикуле. По цвету жировое тело может быть белым, желтым, оранжевым или зеленоватым (рис. 8).

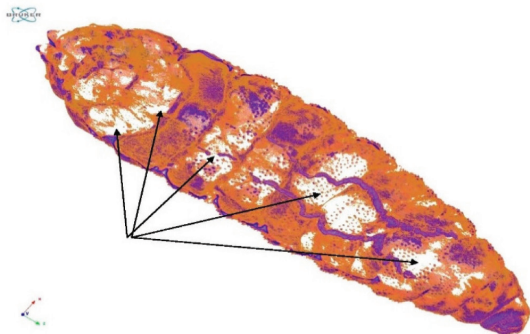


Рис. 8. Жировое депо в просветах кутикулы личинки *W. magnifica* (контрастное усиление $\times 100$)
 [Fig. 8. Fat depot in cuticle gaps of *W. magnifica* larvae (contrast gain $\times 100$)]

Продукты пищеварения, поступая в гемолимфу, включаются в процессы метаболизма. Почти во всех тканях и клетках личинок осуществляется синтез различных веществ: в гиподерме образуется хитин, в эпителии кишечника – ферменты. Жировое тело, это не депо метаболически пассивного жира; оно представляет центр основных процессов метаболизма, синтеза белков, жиров и углеводов. Основную массу жирового тела образуют трофоциты – клетки, способные синтезировать транспортные и резервные соединения.

Функция депонирования продуктов метаболизма является, в сущности, выделительной: клетки жирового тела накапливают соли мочевой кислоты и другие экскреты, частично дополняя функцию мальпигиевых сосудов. Клетки жирового тела производят накопленные экскреты в виде кристаллов.

Дыхательная система. Дыхательная функция у личинок вольфартовой мухи обеспечивается развитой системой трахей, которые пронизывают все ее тело (рис. 9, 1). Связь органов дыхания у личинок с внешней средой осуществляется через задние, слегка вогнутые, дыхальца, которые находятся у личинок вольфартовых мух на полукруглой площадке последнего сегмента (рис. 10). Это открытая трахейная система. У личинок первого возраста дыхальца имеют желтый цвет, у личинок второго и третьего возрастов – коричневый до черного. Размеры и форма обеих дыхалец примерно одинаковые. Латеральные края дыхалец округлые, полукруглые, у них есть решетки – створки, поэтому они имеют вид круглых пластинок, слегка срезанных (на 0,05–0,1 мм) у медиального края.

В процессе дыхания воздух через дыхальца поступает в крупные трахейные стволы личинок и далее по разветвлениям трахей достигает трахеол, через которые осуществляется отдача кислорода клеткам и тканям. Поступление воздуха в трахеи происходит или пассивно, посредством диффузии, или активно, с помощью дыхательных движений. Дыхальца снабжены замыкательными аппаратами. Каждое дыхальце ведет в атриальную полость – атриум, которая образует замыкательный контур и систему фильтрации воздуха. Первый наружный замыкательный контур включает две вальвы, закрывающие вход в трахею, второй внутренний представлен структурами в глубине атриума. Система фильтрации воздуха имеется только в дыхальцах внутреннего контура; включает множество щетинок, образующих фильтрационное сито. Замыкательный аппарат обслуживается двумя мышцами, одна из которых – замыкатель, другая – открыватель. Трахея состоит из однослойного эпителия и кутикулы, которая выстилает трахею; состоит из тонкого кутикулярного слоя и толстой хитиново-протеиновой кутикулы, которая образует специальные образования (утолщения) – тенидии, не дающие спадаться

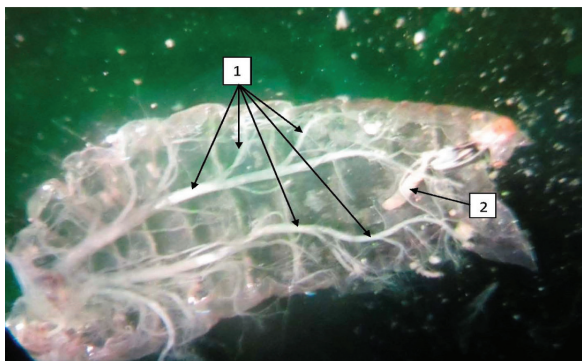


Рис. 9. Личинка *W. magnifica* (ув. $\times 100$):
1 – трахеальная система; 2 – слюнная железа

[Fig. 9. *W. magnifica* larva ($\times 100$):
1 – tracheal system; 2 – salivary gland]

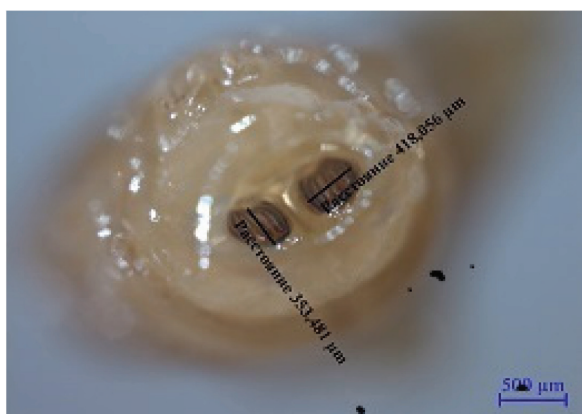


Рис. 10. Дыхальца у личинки вольфартовой мухи
(ув. $\times 200$)

[Fig. 10. Spiracles in Wolfart fly larvae ($\times 200$)]

их просветам. От каждого дыхальца отходят продольные трахейные стволы, из которых берут начало большое число поперечных трахей, обеспечивающих кислородом мускулатуру всех сегментов личинки: пищеварительный тракт, жировое тело, гонады и другие органы. Все трахейные стволы различного диаметра, связаны между собой комиссурами. Известно, что у двукрылых насекомых самые мелкие выходы трахеи (трахеолы) с диаметром 1–2 мкм, лежат на поверхности клеток или заходят внутрь их, достигая митохондрий. Они обслуживаются звездчатыми клетками, которые являются продолжением трахеоларного эпителия и принимают участие в осуществлении контроля обеспечения тканей насекомых кислородом [20].

У личинок вольфартовых мух в структуре продольных трахейных стволов имеют-

ся воздушные мешки, которые выполняют функцию резерва и обеспечения личинок кислородом в условиях временного отсутствия у них связи с внешней средой. Установлено, что дыхательные движения личинок включают ритмическое расширение одних сегментов у личинок и телескопические надвигания одних на других, создают вентиляционный цикл из трех фаз: вдох (инспирация), выдох (экспирация), пауза. Поступление воздуха в трахею определяется замыкательным аппаратом дыхалец. Интенсивность дыхания зависит от условий внешней среды и потребностей личинок в кислороде. Регуляция подачи воздуха регламентируется: изменением ритма и амплитуды дыхательных движений; использованием резервного воздуха воздушных мешков, когда при закрытых дыхальцах из воздушных мешков (при их сжатии) воздух продавливается по трахеям паразитов. Для личинок вольфартовых мух адекватны оба способа. При экссудативных раневых процессах, высоком уровне интенсивности вольфарттиозной инвазии мы наблюдали, как миаз «пузырится», вследствие выдыхаемого личинками воздуха. Объем воздуха, поступающего в трахеи, определяется продолжительностью времени открытия и закрытия дыхалец, а регуляция работы мышц основана на рефлекторном торможении и возбуждении аксонов мышц. Важно отметить, что вне зависимости от способа поступления кислорода в трахеи, процесс дыхания представляет собой окислительный процесс потребления кислорода. В организме личинок кислород окисляет при участии оксидаз молекулы белков, жиров и углеводов, поступивших личинкам с пищевым субстратом. Дыхание сопровождается выделением энергии и образованием метаболитов: углекислого газа, воды, аммиака. Выделенная энергия расходуется личинкой на удовлетворение нужд ее организма. У насекомых соотношение объемов поглощенного кислорода и выделенного углекислого газа не является постоянной величиной. Установлено, что при поступлении кислорода личинкам, он используется не только органами и тканями паразита, но (частично) растворяется в его гемолимфе. Механизм тканевого дыхания играет у насекомых вторичную роль и, возможно, может иметь значение в условиях недостатка кислорода во внешней окружающей среде. Углекислый газ выделяется наружу; при посредстве: дыхалец,

растворения в гемолимфе или диффузии через кутикулу.

Выделительная система. В процессе метаболизма личинки выделяют растворимые продукты азотного обмена в виде мочевой кислоты и ее солей, щавелевую и фосфорную кислоты, катионы калия, натрия и пр. Экскреторные органы разделяются на две группы: выводящие экскреты и накапливающие их в клетках. К первой группе относятся мальпигиевы сосуды, ко второй – уратные клетки жирового тела. Мальпигиевы сосуды относятся к основному экскреторному органу членистоногих. Они представлены слепыми на свободном конце трубочками, впадающими в кишечник до или после пилорического клапана, на границе между средним и задним отделами кишечника. Число трубочек варьирует в пределах 4–75 экз.

Экскреторные и экзокринные функции. Выполняют уратные клетки жирового тела, в котором экскреты откладываются в виде кристаллов мочевой кислоты. Накопление мочевой кислоты в жировом теле осуществляется наряду с обычной ее экскрецией через мальпигиевы сосуды. Экскреторными функциями обладают и лабиальные железы. К экзокринным железам относятся слюнные железы и железистый эпителий средней кишки, выделяющие пищеварительные ферменты.

Заключение

Результаты проведенных исследований позволили установить, что преимагинальное развитие *W. magnifica* Schiner, 1862 в организме хозяина характеризуется кооперацией паразитирующих личинок в процессе развития миаза, комплексом морфологических и физиологических адаптаций, которые связаны с изменением внешнего и внутреннего строения паразитов и функционирования систем их органов. Патогенное действие паразита на организм хозяина (первичное, или специфическое) обусловлено его морфофизиологическими особенностями. Описан феномен внекишечного пищеварения у личинок вольфартовых мух. Питание – основа симбиоза и паразитизма, а знание механизмов, с помощью которых паразиты абсорбируют и частично утилизируют нутриенты, имеет фундаментальное значение для понимания паразитизма и отношений паразит-хозяин.

Список источников

1. Ахметов А. А. К изучению вольфартовых мух (Diptera, Sargophagidae) юго-востока Казахстана // Труды института зоологии. 1982. Т. 40. С. 105-111.
2. Балашов Ю. С. Паразито-хозяйные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука, 1982. 320 с.
3. Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология: учебник. М.: Высшая школа, 1980. 416 с.
4. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.
5. Беклемишев В. Н. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных; пути его возникновения // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1951. № 2. С. 151–160; № 3. С. 233–240.
6. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. Органология. М.: Наука, 1964. 444 с.
7. Беляков В. Д. Саморегуляция паразитарных систем и механизмы развития эпидемического процесса // Вестник АМН СССР. 1983. № 5. С. 3-9.
8. Бээр С. А. Паразитизм // Природа. 1996. № 12. С. 19-26.
9. Валентюк Е. П. Морфологические особенности личинок 1 стадии мух рода *Wohlfahrtia* // Материалы 6 науч. конф. молодых специалистов. Киев, 1969. С. 6–8.
10. Ган Э. И. Муха Вольфарта. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1953. 45 с.
11. Гилмур Д. Метаболизм насекомых. М.: Мир, 1968. 229 с.
12. Грунин К. Я. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 19. Вып. 4. Подкожные овода. Москва; Ленинград: Издательство АН СССР, 1962. 238 с.
13. Кадырова М. К. Биология мух рода *Wohlfahrtia*. Паразитические двукрылые Узбекистана. Ташкент: Фан, 1979. С. 140-157.
14. Контримавичус В. Л. Паразитизм и эволюция экосистем // Журнал общей биологии. 1982. Т. 43. № 3. С. 291-302.
15. Марченко В. В., Толоконников В. П., Чепелева О. Д. Энтомозы овец и крупного рогатого скота. Могография. Ставрополь: Бюро новостей, 2018. 358 с.
16. Михайленко В. К., Толоконников В. П., Усачева В. А. Секреторная функция желудочно-кишечного тракта у овец при вольфартиозе //

- Научные труды Ставропольского СХИ. 1981. Вып. 44. Т. 3. С. 88–92.
17. Павловский Е. Н. Руководство по паразитологии человека. Т. 2. Мухи. Л., 1948. С. 859-903.
 18. Павловский Е. Н. Основные задачи энтомологической науки в связи с решением сентябрьского Пленума ЦК КПСС // Энтомологическое обозрение. 1953. Т. 33. С. 451-455.
 19. Павловский Е. Н. Методы ручного анатомирования насекомых. М.: Изд-во Ан СССР, 1957. 22 с.
 20. Порчинский И. А. Материалы для естественной истории мух и личинок их, причиняющих болезни у человека и животных с обзором явлений миазы. Санкт-Петербург, 1875. 178 с.
 21. Родендорф Б. Б. Виды мух сем. Sarcophagidae (Diptera) в фаунистических синантропных комплексах различных ландшафтных зон СССР // Энтомологическое обозрение. 1959. Т. 38. С. 651–657.
 22. Сычевская В. И. К биологии и экологии вольфартовой мухи (*Wohlfahrtia magnifica* Schin.) // Доклады АН Таджик. ССР. 1954. Вып. 12. С. 41-45.
 23. Терновой В. И. Экология вольфартовой мухи (*Wohlfahrtia magnifica* Schin.) в Калмыцкой АССР и меры борьбы с вызываемыми ею миазами овец; дис. ... канд. биол. наук. М., 1961. 24 с.
 24. Толоконников В. П. Вольфарттиоз овец (биология возбудителя, эпизоотология, патогенез) и новые технологические приемы борьбы с ним в промышленном овцеводстве: дис. ... канд. вет. наук. Ставрополь, 1984. 21 с.
 25. Толоконников В. П. Иммунобиологические основы, средства и методы борьбы с миазмами (эстроз, вольфарттиоз) овец; автореф. дис. ... д-ра вет. наук. СПб., 1995. 40 с.
 26. Толоконников В. П., Лысенко И. И. Миазы овец: моногр. Ставрополь: АГРУС, 2013. 257 с.
 27. Толоконников В. П., Колесников В. И., Михайленко В. В. Энтомозы сельскохозяйственных животных. Экологические основы функционирования паразитарных систем при эстрозе и вольфарттиозе овец, гиподерматозе крупного рогатого скота // Ученые записки Витебской государственной академии ветеринарной медицины. Витебск, 2015. Т. 51. Вып. 2. С. 74-80.
 28. Тыщенко В. П. Физиология насекомых. М.: Высшая школа, 1986. 303 с.
 29. Уголев А. М. Мембранное пищеварение и процессы усвоения пищи в мире животных // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1972. Т. 8. № 3. С. 269-279.
 30. Филиппович Ю. Б., Минина Н. И. Ферменты насекомых. М., 1976. 218 с.
 31. Чайка С. Ю. Морфофункциональная специализация насекомых – гематофагов. М., 1997. 426 с.
 32. Чарыкулиев Д. М. К изучению вольфартовой мухи // Известия АН Туркменской ССР. 1962. Т. 6. С. 67-72.
 33. Шатров А. Б. Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2000. 276 с.
 34. Шванвич Б. Н. Курс общей энтомологии. М., 1949. 899 с.
 35. Шовен Р. Физиология насекомых. М., 2012. 497 с.
 36. Angulo N. L. Primer caso de oto miasis por *Wohlfahrtia magnifica* descrito en Espana. Med. paisescalidos. 1935; 8: 36.
 37. Awati P. R. The mechanism of suction in the potato capsid bug, *Lygus pabulinus* Linn. Proc. Zool. Soc. London. 1914; 2: 685-733.
 38. Bowles V. M., Carnegie P. R., Sandeman R. M. Immunization of sheep against infection with larvae of the blowfly *Lucilia cuprina*. Intern. J. Parasitol. 1987; 17 (3): 753-758.
 39. Bonacci T., Curia G., Leoncini R., Whitmore D. Traumatic myiasis in farmed animals caused by *Wohlfahrtia magnifica* in southern Italy. Fragmenta Entomologica. 2017; 49 (1): 57-60.
 40. Cohen A. C. Extra-oral digestion in predaceous terrestrial Arthropoda. Ann. Rev. Entomol. 1995; 40: 85-103.
 41. Cohen A. C. Solid-to-liquid feeding: The inside(s) story of extra-oral digestion in predaceous Arthropoda. Am. Entomol. 1998; 44 (2): 103-116.
 42. Dasgupta B. On the myiasis of the Indian toad *Bufo melanostictus*. J. Parasitology. 1962; 52: 63–66.
 43. Delanoe E. Miases du betail du gercle des Doukkalla Causees par ieslarvesd'unemouche Sarcophila, *Wohlfahrtia magnifica* Schiner, 1862. Bull. Soc. Nat. Maros. 1922; 2: 5-8.
 44. Farkas R., Hornok S., Gyurkovszky M. Preliminary studies on humoral immune response of sheep to wohlfartiosis. Vet. Parasitol. 1998; 75 (2/3): 279-284.

45. Farkas R., Hall M. J. R. Prevalence of traumatic myiasis in Hungary: a questionnaire survey of veterinarians. *Vet. Rec.* 1998; 143 (16): 440–443.
46. Farkas R. Traumatic myiasis of dogs caused by *Wohlfahrtia magnifica* (Diptera: Sarcophagidae). *Folia veterinaria / Univ. of veterinary medicine.* Kosice, 2006; 50 (3): 41–43.
47. Farkas R., Hall M. J. R., Kelemen F. Wound myiasis of sheep in Hungary. *Vet. Parasitol.* 1997; 69 (1/2): 133–144.
48. Kirkwood A. The efficacy of showers for control of ectoparasites of sheep. *Vet. Rec.* 1978; 3: 50–54.
49. Giangaspero A., Brianti E., Traversa D., Hall M. J. R. A retrospective and geographical epidemiological survey of traumatic myiasis in southern Italy. *Medical and Veterinary Entomology.* 2014; 28 (4): 391–397.
50. Richter R., Golz Y. O. Untersuchungen über Wohlfahrtib-Myiasis in Anatolien. *Dermatol. Wochenschr.* 1957; 23. 581–587.
51. Sánchez-Sánchez R., Calderón-Arguedas Ó., Mora-Brenes N., Troyo A. Nosocomial myiasis in Latin America and the Caribbean: An overlooked reality? *Pan American Journal of Public Health.* 2014; 36 (3): 201–205.
52. Tontis A. Zur Kutanen Myiasis des Schafes. *Schweiz. Arch. Tierneilk.* 1980; 122, 1: 49–53.

Статья поступила в редакцию 05.10.21; принята к публикации 15.01.22

Об авторах:

Толоконников Василий Петрович, Ставропольский государственный аграрный университет (355035, г. Ставрополь, пер. Зоотехнический, 12), Ставрополь, Россия, доктор ветеринарных наук, профессор, ORCID ID: 0000-0002-7972-4292, w.tol@mail.ru

Марченко Вячеслав Вячеславович, Ставропольский государственный аграрный университет (355035, г. Ставрополь, пер. Зоотехнический, 12), Ставрополь, Россия, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, член корреспондент РАН, ORCID ID: 0001-0001-9775-4292, vmedelika@mail.ru

Михайленко Виктор Васильевич, Ставропольский государственный аграрный университет (355035, г. Ставрополь, пер. Зоотехнический, 12), Ставрополь, Россия, кандидат ветеринарных наук, доцент, ORCID ID: 0000-0002-8026-6209, viktor.mihaylenKO@yandex.ru

Соколова Виктория Сергеевна, Ставропольский государственный аграрный университет (355035, г. Ставрополь, пер. Зоотехнический, 12), Ставрополь, Россия, аспирант, ORCID ID: 0000-0002-21821-2092, Sokolovavika1996@yandex.ru

Вклад соавторов:

Толоконников Василий Петрович – научное руководство, критический анализ материалов и формирование выводов.

Марченко Вячеслав Вячеславович – развитие методологии, критический анализ материалов и формирование выводов.

Михайленко Виктор Васильевич – освоение, отработка и реализация методов томографических, гистоморфологических, гистохимических исследований членистоногих.

Соколова Виктория Сергеевна – системный и аналитический обзор, сравнительный анализ научных литературных данных по изучаемой проблеме.

Авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.

References

1. Akhmetov A. A. On the study of *Wohlfahrtia magnifica* (Diptera, Sarcophagidae) of the southeast of Kazakhstan. *Trudy instituta zoologii = Proceedings of the Institute of Zoology.* 1982; 40. 105–111. (In Russ.)
2. Balashov Yu. S. Host-parasite relationships of arthropods with terrestrial vertebrates. Leningrad, Science, 1982; 320. (In Russ.)
3. Bei-Bienko G. Ya. General entomology. Textbook. Moscow, Higher school, 1980; 416. (In Russ.)
4. Bigon M., Harper J., Townsend K. Ecology. Specimens, populations and communities. Moscow, Mir, 1989; 1. 667; 2. 477. (In Russ.)
5. Beklemishev V. N. Parasitism of arthropods on terrestrial vertebrates; ways of its occurrence. *Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnyye bolezni = Medical Parasitology and Parasitic Diseases.* 1951; 2: 151–160; 3: 233–240. (In Russ.)
6. Beklemishev V. N. Fundamentals of comparative anatomy of invertebrates. T. 2. Organology. Moscow, Nauka, 1964; 444. (In Russ.)
7. Belyakov V. D. Self-regulation of parasitic systems and mechanisms of epidemic process development. *Vestnik AMN SSSR = Bulletin of the USSR Academy of Medical Sciences.* 1983; 5: 3–9. (In Russ.)
8. Beer S. A. Parasitism. *Priroda = Nature.* 1996; 12: 19–26. (In Russ.)

9. Valentyuk E. P. Morphological characteristics of the 1st stage larvae of flies of the genus *Wohlfahrtia*. *Materialy 6 nauchnoy konferentsii molodykh spetsialistov = Materials of the 6th Scientific Conference of Young Professionals*. Kiev, 1969; 6-8. (In Russ.)
10. Gan E. I. *Wohlfahrtia magnifica*. Tashkent, Publishing House of the Academy of Sciences of the Uzbek SSR, 1953; 45. (In Russ.)
11. Gilmour D. Metabolism of insects. Moscow, Mir, 1968; 229. (In Russ.)
12. Grunin K. Ya. Fauna of the USSR. Diptera insects. Vol. 19. Issue. 4. Hypodermatidae. Moscow; Leningrad, Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1962; 238. (In Russ.)
13. Kadyrova M. K. Biology of flies of the genus *Wohlfahrtia*. Parasitic Diptera from Uzbekistan. Tashkent, Fan, 1979; 140-157. (In Russ.)
14. Kontrimavicius V. L. Parasitism and evolution of ecosystems. *Zhurnal obshchey biologii = Journal of General Biology*. 1982; 43 (3): 291-302. (In Russ.)
15. Marchenko V. V., Tolokonnikov V. P., Chepeleva O. D. Entomosis of sheep and cattle. Monography. Stavropol, Byuro novostey (News Bureau), 2018; 358. (In Russ.)
16. Mikhailenko V. K., Tolokonnikov V. P., Usacheva V. A. Secretory function of the gastrointestinal tract in sheep with wolfarthiosis. *Transactions of the Stavropol Agricultural Institute*. 1981; 44 (3): 88-92. (In Russ.)
17. Pavlovsky E. N. Guide to human parasitology. 2. Flies. Leningrad, 1948; 859-903. (In Russ.)
18. Pavlovsky E. N. Main tasks of entomological science in connection with the decision by the September Plenum of the CPSU Central Committee. *Entomologicheskoye obozreniye = Entomological Review*. 1953; 33. 451-455. (In Russ.)
19. Pavlovsky E. N. Methods of manual anatomy of insects. Moscow, Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1957; 22. (In Russ.)
20. Porchinskiy I. A. Materials for the natural history of flies and their larvae that cause diseases in humans and animals with a review of myiasis phenomena. Saint Petersburg, 1875; 178. (In Russ.)
21. Rodendorf B. B. Fly species of the family Sarcophagidae (Diptera) in faunistic synanthropic complexes of the various USSR landscape zones. *Entomologicheskoye obozreniye = Entomological Review*. 1959; 38. 651-657. (In Russ.)
22. Sychevskaya V. I. On the biology and ecology of *Wohlfahrtia magnifica* Schin. In: Reports of the Academy of Sciences of the Tajik SSR. 1954; 12: 41-45.
23. Ternovoy V. I. Ecology of *Wohlfahrtia magnifica* Schin. in the Kalmyk ASSR and measures to control myiasis of sheep caused by it: Thesis by ... Cand. Biol. Sc. M., 1961. 24 p.
24. Tolokonnikov V. P. Wolfarthiosis of sheep (pathogen biology, epizootology and pathogenesis) and new technological methods to control it in industrial sheep breeding: Thesis by ... Cand. Vet. Sc. Stavropol, 1984. 21 p.
25. Tolokonnikov V. P. Immunobiological basis, means and methods to control myiasis (oestrosis, wolfarthiosis) in sheep: Thesis by ... Dr. Vet. Sc. Saint Petersburg, 1995. 40 p.
26. Tolokonnikov V. P., Lysenko I. I. Myiasis of sheep: monograph. Stavropol, AGRUS, 2013. 257 p.
27. Tolokonnikov V. P., Kolesnikov V. I., Mikhailenko V. V. Myiasis of live-stock animals. Ecological basis of parasitic systems functioning in case of ovine myiasis and wolfarthiosis, and bovine hypodermatitis. *Bulletin of the Vitebsk State Academy of Veterinary Medicine*. 2015; 51(2): 74-80.
28. Tyshchenko V. P. Physiology of insects. Moscow, Vysshaya shkola (Higher school), 1986. 303 p.
29. Ugolev A. M. Membrane digestion and food uptake processes in the wild world. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 1972; 8(3): 269-279.
30. Filippovich Yu. B., Minina N. I. Enzymes of insects. Moscow, 1976. 218 p.
31. Chaika S. Yu. Morphofunctional specialization of hematophagous insects. Moscow, 1997. 426 p.
32. Charykuliev D. M. On the study of the *Wohlfahrtia magnifica*. *Bulletin of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR*. 1962; 6: 67-72.
33. Shatrov A.B. Harvest mites and their parasitism on vertebrates. St. Petersburg: Publishing House of the St. Petersburg State University, 2000. 276 p.
34. Shvanvich B. N. Course in general entomology. Moscow, 1949. 899 p.
35. Chauvin R. Physiology of insects. Moscow, 2012. 497 p.
36. Angulo N. L. Primer caso de oto miasis por *Wohlfahrtia magnifica* descrito en Espana. *Med. paisescaldos*. 1935; 8: 36.

37. Awati P. R. The mechanism of suction in the potato capsid bug, *Lygus pabulinus* Linn. *Proc. Zool. Soc. London*. 1914; 2: 685-733.
38. Bowles V. M., Carnegie P. R., Sandeman R. M. Immunization of sheep against infection with larvae of the blowfly *Lucilia cuprina*. *Intern. J. Parasitol.* 1987; 17 (3): 753-758.
39. Bonacci T., Curia G., Leoncini R., Whitmore D. Traumatic myiasis in farmed animals caused by *Wohlfahrtia magnifica* in southern Italy. *Fragmenta Entomologica*. 2017; 49 (1): 57-60.
40. Cohen A. C. Extra-oral digestion in predaceous terrestrial Arthropoda. *Ann. Rev. Entomol.* 1995; 40: 85-103.
41. Cohen A. C. Solid-to-liquid feeding: The inside(s) story of extra-oral digestion in predaceous Arthropoda. *Am. Entomol.* 1998; 44 (2): 103-116.
42. Dasgupta B. On the myiasis of the Indian toad *Bufo melanostictus*. *J. Parasitology*. 1962; 52: 63-66.
43. Delanoe E. Miasis du bœuf du cercle des Doukkalla Causees par les larves de "unemouche Sarcophila, *Wohlfahrtia magnifica* Schiner, 1862. *Bull. Soc. Nat. Maros*. 1922; 2: 5-8.
44. Farkas R., Hornok S., Gyurkovszky M. Preliminary studies on humoral immune response of sheep to wohlfahrtiosis. *Vet. Parasitol.* 1998; 75(2/3): 279-284.
45. Farkas R., Hall M. J. R. Prevalence of traumatic myiasis in Hungary: a questionnaire survey of veterinarians. *Vet. Rec.* 1998; 143(16): 440-443.
46. Farkas R. Traumatic myiasis of dogs caused by *Wohlfahrtia magnifica* (Diptera: Sarcophagidae). *Folia veterinaria / Univ. of veterinary medicine. Kosice*, 2006; 50(3): 41-43.
47. Farkas R., Hall M. J. R., Kelemen F. Wound myiasis of sheep in Hungary. *Vet. Parasitol.* 1997; 69 (1/2): 133-144.
48. Kurkwood A. The efficacy of showers for control of ectoparasites of sheep. *Vet. Rec.* 1978; 3: 50-54.
49. Giangaspero A., Brianti E., Traversa D., Hall M. J. R. A retrospective and geographical epidemiological survey of traumatic myiasis in southern Italy. *Medical and Veterinary Entomology*. 2014; 28 (4): 391-397.
50. Richter R., Golz Y. O. Untersuchungen über Wohlfahrtib-Myiasis in Anatolien. *Dermatol. Wochenschr.* 1957; 23. 581-587.
51. Sánchez-Sánchez R., Calderón-Arguedas Ó., Mora-Brenes N., Troyo A. Nosocomial myiasis in Latin America and the Caribbean: An overlooked reality? *Pan American Journal of Public Health*. 2014; 36(3): 201-205.
52. Tontis A. Zur Kutanen Myiasis des Schafes. *Schweiz. Arch. Tierneilk.* 1980; 122, 1: 49-53.

The article was submitted 05.10.2021; accepted for publication 15.01.2022

About the authors:

Tolokonnikov Vasily P., Stavropol State Agrarian University (12, Zootehnicheskyy lane, Stavropol, 355035), Stavropol, Russia, Doctor of Veterinary Sciences, Professor, ORCID ID: 0000-0002-7972-4292, w.tol@mail.ru

Marchenko Vyacheslav V., Stavropol State Agrarian University (12, Zootehnicheskyy lane, Stavropol, 355035), Stavropol, Russia, Doctor of Agricultural Sciences, Professor, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, ORCID ID: 0001-0001-9775-4292, vmedelika@mail.ru

Mikhaylenko Viktor V., Stavropol State Agrarian University (12, Zootehnicheskyy lane, Stavropol, 355035), Stavropol, Russia, Candidate of Veterinary Sciences, Associate Professor, ORCID ID: 0000-0002-8026-6209, viktor.mihaylenko@yandex.ru

Sokolova Victoria S., Stavropol State Agrarian University (12, Zootehnicheskyy lane, Stavropol, 355035), Stavropol, Russia, Postgraduate, ORCID ID: 0000-0002-21821-2092, Sokolovavika1996@yandex.ru

Contribution of co-authors:

Tolokonnikov Vasily P. – scientific guidance, critical analysis of materials and the formation of conclusions.

Marchenko Vyacheslav V. – development of methodology, critical analysis of materials and the formation of conclusions.

Mikhaylenko Viktor V. – development, development and implementation of methods for tomographic, histomorphological, histochemical studies of arthropods.

Sokolova Victoria S. – a systematic and analytical review, a comparative analysis of scientific literature data on the problem under study.

All authors have read and approved the final manuscript.