

СОДЕРЖАНИЕ

Том 56, № 2, 2022

- Фенотипическое разнообразие популяционных группировок *Proteocephalus longicollis* (Zeder 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) — паразита сига *Coregonus lavaretus* (L.) 91
Аникиева Л. В., Иешко Е. П.
- Гельминтофауна утиных северо-запада России и Эстонии 108
Виноградова А.А., Скворцов В.В.
- К вопросу о потере эктопаразитов мелких млекопитающих при отлове ловушками Геро 126
Кочерова Н. А., Беспятова Л. А., Бугмырин С. В.
- Блохи (Siphonaptera) мелких млекопитающих мыса Картеш и особенности распространения их видов на северо-западе европейской части России 139
Медведев С. Г., Станюкович М. К.
- Аномалии экзоскелета *Ixodes pavlovskyi occidentalis* (Parasitiformes, Ixodidae) 154
Никитин А. Я., Вержуцкая Ю. А., Морозов И. М., Тимошкин А. Б., Панов В. В., Колесникова В. Ю.
- Особенности распространения и паразитирования *Polyplax hannswrangeli* Eichler, 1952 (Anoplura) в западной Сибири 168
Стариков В. П., Кравченко В. Н., Вершинин Е. А., Берников К. А., Петухов В. А.

CONTENTS

Vol. 56, No. 2, 2022

- Phenotypic diversity of population groupings of *Proteocephalus longicollis* (Zeder 1800) (Cestoda: Proteocephalidae), a parasite of the whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) 91
Anikieva L. V., Ieshko E. P.
- Duck helminths of the Northwestern Russia and Estonia 108
Vinogradova A. A., Skvortsov V. V.
- On the loss of ectoparasites of small mammals captured in snap traps 126
Kocherova N. A., Bespyatova L. A., Bugmyrin S. V.
- Fleas (Siphonaptera) of small mammals of the cape Kartesh (the White sea) and distributon of these species in northwestern European Russia 139
Medvedev S. G., Stanyukovich M. K.
- Exoskeletal anomalies in *Ixodes pavlovskyi occidentalis* (Parasitiformes, Ixodidae) 154
Nikitin A. Ya., Verzhutskaya Yu. A., Morozov I. M., Timoshkin A. B., Panov V. V., Kolesnikova V. Yu.
- Features of distribution and parasitizing of *Polyplax hannswrangeli* Eichler, 1952 (Anoplura) in Western Siberia 168
Starikov V. P., Kravchenko V. N., Vershinin E. A., Bernikov K. A., Petukhov V. A.

УДК 597. 552.5: 591.69 (282.247.212)

**ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИОННЫХ
ГРУППИРОВОК *PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS* (ZEDER 1800)
(CESTODA: PROTEOCEPHALIDAE) –
ПАРАЗИТА СИГА *COREGONUS LAVARETUS* (L.)**

© 2022 г. Л. В. Аникиева^а, *, Е. П. Иешко^а

^аОбособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11 Петрозаводск, Р. Карелия 185910 Россия

*e-mail: lva-45@mail.ru

Поступила в редакцию 16.02.2022 г.

После доработки 11.03.2022 г.

Принята к публикации 15.03.2022 г.

Изучено фенотипическое разнообразие популяции цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder 1800) из сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus 1758) оз. Каменное (заповедник Костомукшский, Северная Карелия). Дана характеристика изменчивости внутривидовых группировок *P. longicollis*, выделенных по дискретным признакам прикрепительного и трофико-репродуктивного комплексов. Оценены разнообразие, сходство и различие морфометрических показателей и роль отдельных группировок в фенотипическом разнообразии популяции. Показано, что основу популяции *P. longicollis* составляет фенотип с булавовидным сколексом. Такой фенотип хорошо дифференцируется от ядровидного и ланцетовидного фенотипов более крупными размерами сколекса и более низкими показателями изменчивости. Сделан вывод о том, что важным фактором формирования фенотипического разнообразия и структуры популяции гельминта является экологический тип поведения хозяина, определяющий занимаемую популяцией нишу. Адаптивный ответ популяции *P. longicollis* на изменение вида хозяина обеспечивается за счет изменения частот фенотипов, различающихся признаками прикрепления.

Ключевые слова: популяция, структура, фенотипическое разнообразие, обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus*, цестода *Proteocephalus longicollis*

DOI: 10.31857/S0031184722020016, **EDN:** FEOVCZ

Изучение внутривидовой изменчивости и популяционной организации вида – одна из основных задач популяционной биологии, теории эволюции и систематики. Определение роли изменчивости в процессе внутривидовой дифференциации, а также

в освоении видом различной среды обитания позволяет понять пути приспособления вида к изменяющимся условиям среды (Майр, 1974; Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

Изучение изменчивости и популяционной структуры вида у паразитических организмов представляет особенный интерес. В отличие от свободноживущих видов животных и растений популяционная структура вида формируется как взаимодействие популяций паразита и хозяина в процессе их адаптации к условиям среды. Двойственный характер среды обитания паразитов, в которой средой первого порядка является живой организм, принципиально отличает адаптацию паразитов от адаптации свободноживущих организмов. Специфичность как встречаемость в определенном круге хозяев отражает определенный этап специализации и эволюции паразитов и проявляется в исторически сложившейся степени соответствия определенного вида паразита определенному виду или группе хозяев (Шульман, 1958; Добровольский и др., 1994).

Анализ работ показывает, что спектр гельминтов, вовлекаемых в исследования с позиций популяций, сравнительно широк и охватывает разные систематические группы: моногеней, трематод, цестод, скребней. Популяционные группировки паразитов, формирующиеся в разных видах хозяев, характеризуются специфическими параметрами морфологических признаков, различаются набором дискретных признаков и частотами их встречаемости (Шульман–Альбова, 1952; Фортунато, 1987; Пугачев, 1988; Евланов, 1992; Гиченок, 1995; и др.).

Цестода *Proteocephalus longicollis* (Zeder 1800) (син. *P. exiguus*) – широко распространенный паразит лососеобразных рыб. Для вида характерны широкий размах морфологической изменчивости (Фрезе, 1965; Scholz, Hanzelova, 1998), высокая генетическая изменчивость (Král'ová, 1996; Král'ová, Spakulova, 1996; и др.) и морфологический полиморфизм (Иешко, Аникиева, 1980; Hanzelova et al., 1995). Основные хозяева *P. longicollis* – сиговые рыбы. В водоемах Европейского Севера из семейства сиговых обитают два вида – европейская ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus 1758) и обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus 1758).

Экологическая изменчивость и фенотипическое разнообразие популяций *P. longicollis* наиболее подробно изучены в озерах Карелии. Выявлено два несвязанных комплекса дискретных признаков: прикрепления (форма сколекса и апикальной присоски, расположение боковых присосок) и трофико-репродукции (форма члеников и их внутренних структур). По форме сколекса выделено три вариации: ланцетовидная, ядровидная и булавовидная, по форме половозрелых члеников три вариации типа стробил: с короткими широкими члениками, с квадратными члениками и длинными узкими члениками (Аникиева и др., 2004; Аникиева, Барская, 2008). Показано, что в популяции *P. longicollis*, формируемой в европейской ряпушке *C. albula*, доминирует

только одна группировка с ядровидной формой сколекса и стробилой с половозрелыми члениками квадратной формы. Группировки с другими фенотипами редки и малочисленны (Аникиева и др., 2004; Аникиева, Иешко, 2007). Прослежены изменения в структуре популяции *P. longicollis* в ареале европейской ряпушки (Аникиева, 2008).

В данной работе предпринято изучение популяционной морфологии *P. longicollis* из сига *Coregonus lavaretus* оз. Каменного. Изучали дискретные группировки *P. longicollis* для оценки их разнообразия, сходства и различий по морфометрическим показателям и роли в фенотипическом разнообразии популяции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Оз. Каменное (заповедник Костомукшский, бассейн р. Кемь, Белое море) – олиготрофный водоем с чистой по химическому составу водой и разнообразной флорой и фауной. Водоем представляет интерес как одна из немногих экосистем, сохраняющих естественное состояние и близких к ненарушенным природным экосистемам. Рыбное население представлено 13 видами. Среди них преобладают ряпушка, сиг, налим, а также окунь и щука (Первозванский, 1986).

Материалом для изучения морфологической изменчивости *P. longicollis* послужили сборы цестод из обыкновенного сига. Методом неполного гельминтологического вскрытия в июне 2009–2010 гг. исследовано 33 экз. сигов. Цестоды были расслаблены в воде, зафиксированы в спирте и окрашены кармином (Быховская-Павловская, 1985). Микроскопирование и измерение червей выполнены с использованием оборудования Центра коллективного пользования ИБ КарНЦ РАН. Измеряли только строго дорсо-вентрально расположенные на препаратах особи. Для анализа трофико-репродуктивных признаков выбирали членики, находящиеся на одной и той же стадии развития (со сформированными репродуктивными органами, но без яиц в матке). Анализировали пластические признаки (ширина сколекса, диаметр боковых присосок, длина и ширина апикальной присоски, длина и ширина половозрелых члеников, длина бурсы цирруса, размах крыльев яичника) и один счетный признак (число семенников). Всего изучено 37 экз. половозрелых гельминтов. Анализ морфологической изменчивости выполнен с использованием метода главных компонент Past 4.06 (Hammer et al., 2001) и пакета программ Statistica 5.0. Значимость различий и их величину определяли по *t*- и *F*- критериям (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выборка цестод из сига оз. Каменное представлена особями, различающимися по форме сколекса – ланцетовидной, ядровидной и булавовидной, которые были объединены в три группировки. Наиболее часто встречались особи с булавовидным сколексом – 55% от числа исследованных, с ланцетовидным и ядровидным сколексами соответственно 24 и 21%. Все три группировки имели широкий размах изменчивости показателей ширины сколекса и различались их минимальными и максимальными значениями. У группировки с ядровидным сколексом оба показателя были сдвинуты влево, у группировки с булавовидным сколексом – вправо, а группировка с ланцето-

видным сколексом занимала промежуточное положение (табл. 1). Диапазон значений ширины сколекса особей, принадлежащих к разным группировкам, перекрывался на 28%. При попарном сравнении группировок коридор перекрытия значений был шире и варьировал от 50 до 65%. По средним значениям и дисперсии ширина сколекса у ланцетовидной и ядровидной группировок была сходна, а булавовидная достоверно отличалась от них более крупными размерами и меньшими значениями дисперсии (табл. 1) ($t_{Sc3-Sc2} = 5.2, P>0.05$; $t_{Sc3-Sc1} = 2.9, P>0.05$; $F_{Sc3-Sc2} = 1.9, P>0.05$; $F_{Sc3-Sc1} = 1.9, P>0.05$). Частотное распределение значений показало изменение распределения значений ширины сколекса по частотным классам у разных группировок (рис. 1).

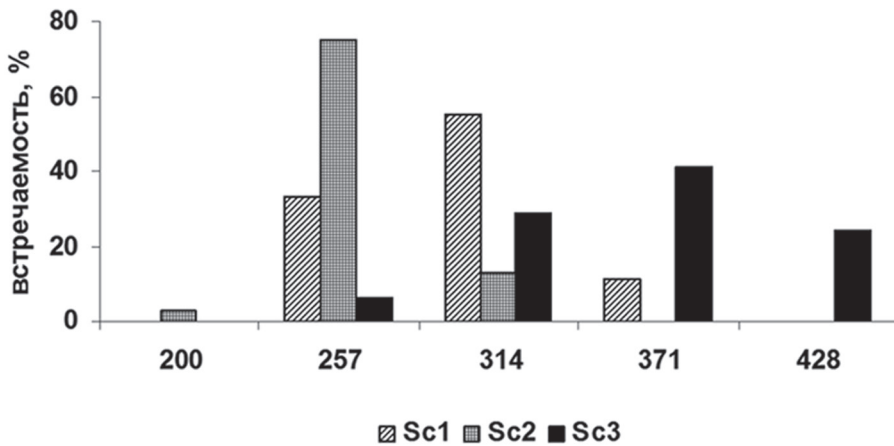


Рисунок 1. Частотное распределение значений ширины сколекса (мкм) в разных группировках *P. longicollis* из сига *Coregonus lavaretus* оз. Каменное. Здесь и на рис. 2 и 3 Sc1 – ланцетовидная группировка, Sc2 – ядровидная группировка, Sc3 – булавовидная группировка.

Figure 1. Frequency distribution of scolex width values across groupings of *P. longicollis* in the whitefish *Coregonus lavaretus* from Lake Kamennoye, µm.

Note – here and below Sc1 is the lanceolate grouping, Sc2 is the nucleiform grouping, and Sc3 is the clavate grouping.

Диаметр боковых присосок в выделенных группировках, так же как и ширина сколекса, значительно варьировал. Колебания размеров боковых присосок ланцетовидной и булавовидной группировок полностью входили в диапазон значений боковых присосок ядровидной группировки. Общий диапазон перекрытия значений диаметра боковых присосок у выделенных группировок составил 65%. По средним значениям боковые присоски изучаемых группировок были сходны, но различались характером изменчивости (табл. 1) ($F_{Sc2-Sc1} = 2.2, P>0.05$; $F_{Sc2-Sc3} = 2.8, P>0.05$).

Таблица 1. Морфометрические показатели (мкм) прикрепительного комплекса признаков *Proteocephalus longicollis* из сига оз. Каменного

Table 1. Morphometric parameters (μm) of the set of attachment features of *Proteocephalus longicollis* in whitefish from Lake Kamennoye

Признак	Группировка	Пределы	M \pm m	Дисперсия
Ширина сколекса	Sc1	228–370	293 \pm 14	1877
	Sc2	194–342	251 \pm 15	1860
	Sc3	285–399	339 \pm 8	993
Диаметр боковой присоски	Sc1	85.5–119.7	108.0 \pm 3.6	117
	Sc2	79.8–131.1	98.2 \pm 5.4	258
	Sc3	85.5–119.7	96.9 \pm 2.5	93
Длина апикальной присоски	Форма A1	45.6–85.5	62.7 \pm 2.9	159
Ширина апикальной присоски		17.1–39.9	28.5 \pm 1.9	65
Длина апикальной присоски	Форма A2	57.0–85.5	66.5 \pm 3.2	152
Ширина апикальной присоски		17.0–39.0	29.0 \pm 2.5	81
Высота мышечного валика		5.7–22.8	14.8 \pm 1.1	18

Вариации формы апикальной присоски (простая A1 и сложная – с мышечным валиком A2) были обнаружены во всех трех группировках. У ланцетовидной и ядровидной группировок чаще встречалась простая форма апикальной присоски, у булавовидной группировки обе вариации формы апикальной присоски встречались со сходной частотой (рис. 2).

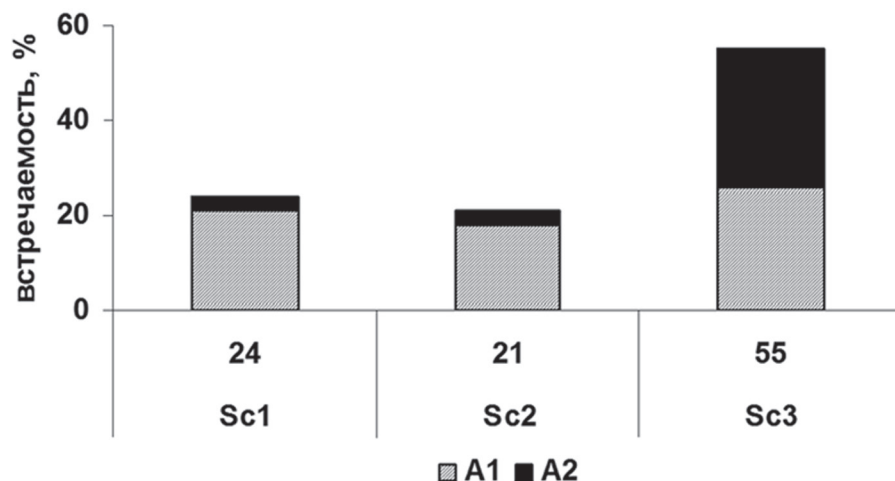


Рисунок 2. Встречаемость (%) вариаций формы апикальной присоски в группировках *P. longicollis* из сига *Coregonus lavaretus* оз. Каменное.

Figure 2. Prevalences (%) of apical sucker shapes in *P. longicollis* groupings in the whitefish *Coregonus lavaretus* from Lake Kamennoye.

Размеры апикальной присоски как A1, так и A2 широко варьировали и были сходны по пределам, средним значениям и характеру их варьирования. Анализ соотношения длины и ширины апикальной присоски показал, что ее форма высоко изменчива и менялась от уплощенно продолговатой (45–65 мкм × 17 мкм) до округло продолговатой (45 мкм × 40 мкм). При одних и тех же значениях длины присоски ее ширина варьировала от минимальных значений до максимальных. Чаще встречалась апикальная присоска овальной формы (78 %). Крайние варианты были редки, с плоской формой – 17%, округлой – 5%. Доминирующие размеры мышечного валика апикальной присоски A2 находились в пределах 17–23 мкм (90%). Крайние варианты встречались редко. Частотное распределение значений длины апикальной присоски имело двугорбую кривую, при этом обе формы имели сходный характер варьирования этого признака (рис. 3).

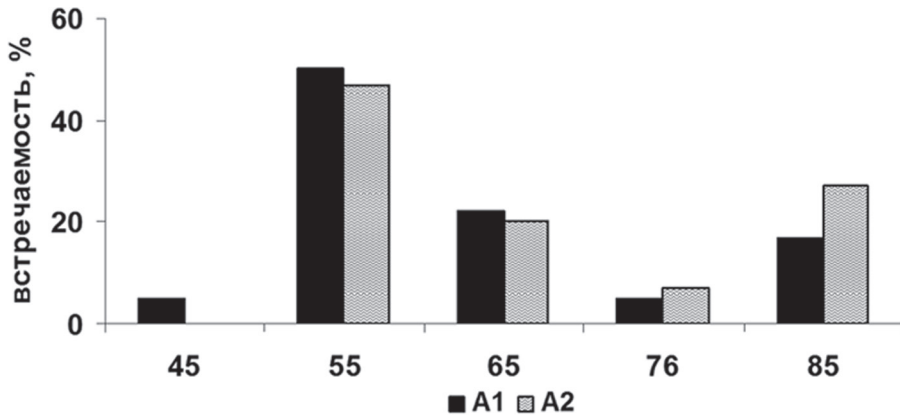


Рисунок 3. Распределение значений длины (мкм) апикальной присоски *Proteocephalus longicollis* из сига *Coregonus lavaretus* оз. Каменное.

Figure 3. Distribution of apical sucker length (μm) values of *Proteocephalus longicollis* in the whitefish *Coregonus lavaretus* from Lake Kamennoye.

Изучение встречаемости формы половозрелых члеников *P. longicollis*, которая определяет экстерьер стробилы, показало, что в общей выборке цестод наиболее распространена группировка с половозрелыми члениками квадратной формы P2 (66%), группировка с короткими и широкими члениками P1 составила 23%, группировка с длинными и узкими члениками P3 – 11%. При сравнении морфометрических показателей особей по комплексу трофико-репродуктивных признаков было установлено, что

группировки различались направленностью границ изменчивости трех положительно связанных признаков – ширины членика, длины бурсы цирруса и размаха крыльев яичника. Границы изменчивости каждого из этих трех признаков представляли собой цепь последовательно увеличивающихся значений от группировки Р3 к группировке Р2 и затем к группировке Р1. Группировка Р1 имела хиатус с группировкой Р3 по ширине половозрелых члеников, очень узкие границы пересечения значений по длине бурсы цирруса (11%) и размаху крыльев яичника (4%). Группировки Р1 и Р3 также имели хиатус по длине половозрелых члеников, а группировка Р2 занимала промежуточную (центральную) позицию и перекрывалась с группировками Р1 и по Р3 по длине и ширине половозрелых члеников, длине бурсы цирруса и размаху крыльев яичника. По средним значениям признаков выявлены достоверные различия между группировками Р1 и Р2 в размерах половозрелых члеников. Половозрелые членики в группировке Р1 были короче и шире, чем в группировке Р2. Критерий Стьюдента по длине члеников составил 5.8, по ширине – 3.2; $P > 0.05$. Длина члеников в группировке Р1 отличалась меньшей изменчивостью, чем в группировке Р2 ($F = 5.0$, $P > 0.05$). Признаки внутренних структур – число семенников, длина бурсы цирруса и размах крыльев яичника – не имели достоверных различий по средним значениям показателей, но различались характером варьирования числа семенников $F = 3.16$, $P > 0.05$. По длине бурсы цирруса и размаху крыльев яичника различия были недостоверны (табл. 2).

Таблица 2. Морфометрические показатели *Proteocephalus longicollis* из сига оз. Каменного по комплексу трофико-репродуктивных признаков, мкм

Table 2. Morphometric parameters of the set of trophic and reproductive features of *Proteocephalus longicollis* in whitefish from Lake Kamennoye, μm

Признак	Р1			Р2			Р3
	Пределы	М±m	Дисперсия	Пределы	М±m	Дисперсия	Пределы
Длина членика	339–509	427±24	4441	452–960	658±32	22253	678–1356
Ширина членика	734–1243	999±74	43375	452–1073	743±28	17161	395–678
Число семенников	42–94	63.6±9	550	38–86	57.3±3	174	53–60
Длина бурсы цирруса	226–350	288±18	2444	214–361	268±8	1428	159–249
Размах крыльев яичника	452–847	680±57	22959	283–757	526±24	13106	249–475

Исследование выборки методом главных компонент показало, что по морфометрическим показателям комплекса признаков прикрепления группировка особей с булавовидным сколексом хорошо отличается от двух других по компоненте 2 (ширина сколекса). Фенотипические группировки Sc1 и Sc2 перекрываются, образуя единое поле в координатах компоненты 1 (процент объясненной дисперсии 88.28) и компоненты 2 (процент объясненной дисперсии 7.14). Сходство объясняется высоким вкладом и близостью значений признаков апикальной присоски формы А1 и боковых присосок (рис. 4).

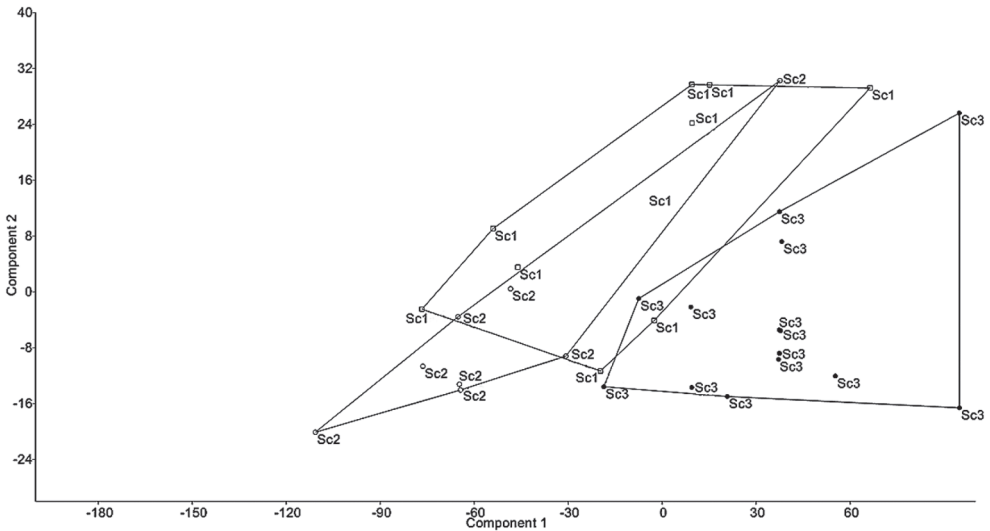


Рисунок 4. Популяционная структура фенотипических группировок *Proteocephalus longicollis* по признакам сколекса, на основе анализа главных компонент (PC).

Figure 4. Population structure of *Proteocephalus longicollis* phenotypic groupings by scolex features, based on principal component (PC) analysis.

По комплексу трофико-репродуктивных признаков выборка распалась на три отдельные группировки, в координатах главных компонент (рис. 5). Показано, что фенотипические группировки P1, P2 и P3 представлены тремя обособленными группировками в координатах компоненты 1 (процент объясненной дисперсии 66.43) и компоненты 2 (процент объясненной дисперсии 31.33). Различия выявленных фенотипов члеников цестод объясняются высоким вкладом значений длины члеников, которые выделяют группировку фенотипа P3, и признаков ширины половозрелых члеников и размаха крыльев яичника, вклад которых определяет выделение группировки фенотипов P1. Как видно на рис. 5 наиболее массовый фенотип P2 занимает центральное положение.

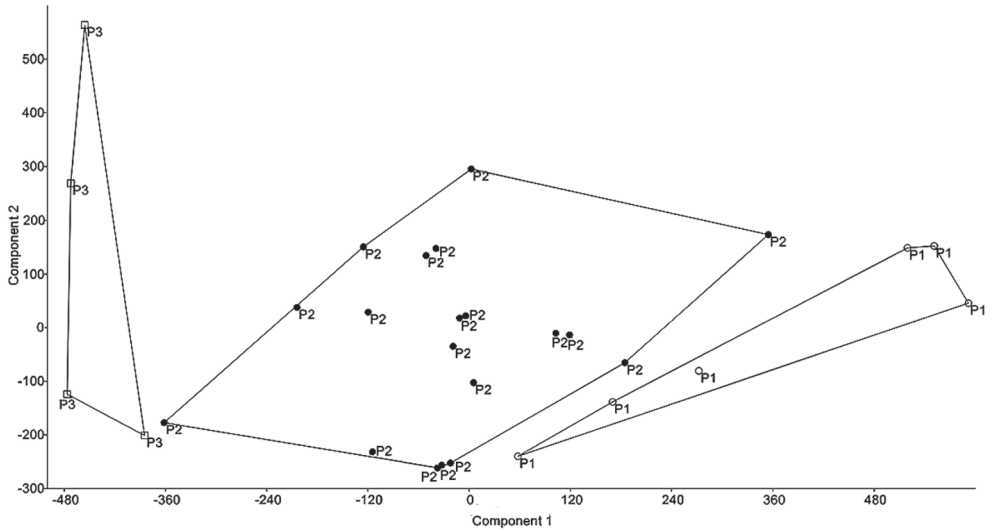


Рисунок 5. Популяционная структура фенотипических группировок *Proteocephalus longicollis* по признакам половозрелых члеников, на основе анализа главных компонент (PC).

Figure 5. Population structure of *Proteocephalus longicollis* phenotypic groupings by mature proglottid features, based on principal component (PC) analysis.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно современным представлениям под изменчивостью понимается явление разного индивидуального воплощения эпигенотипа в фенотипе, реализация обусловленного развитием законов возможного (допустимого) преобразования отдельных признаков. Фенотип является результатом совместного действия гена и условий внешней среды. Основополагающее влияние на наследственность оказывает не геном, а эпигенетическая система – совокупность факторов, воздействующих на онтогенез (Шишкин, 1988; Васильев и др., 2007).

Онтогенез цестод в процессе эволюции претерпел глубокую трансформацию. Она связана с возникновением интеркалярной церкоидной стадии и способностью развиваться с участием разного числа хозяев в жизненном цикле. Поливариантность траекторий жизненного цикла и полигостальность являются механизмом поддержания динамической устойчивости популяций цестод. На их основе в различных экологических условиях возникает большое разнообразие форм (Гуляев, 1998).

Проведенные нами исследования показали, что популяция *P. longicollis*, формируемая в обыкновенном сиге, разнородна по дискретным признакам, выполняющим важные функции жизнедеятельности гельминтов: прикрепления и трофики, и представлена особями, различающимися формой сколекса, апикальной присоски и половозрелых члеников. По форме сколекса *P. longicollis* встречаются 3 вариации, по

форме апикальной присоски – 2, по форме половозрелых члеников – 3. Объединение особей со сходными вариациями дискретных признаков в группировки позволило оценить характер их изменчивости популяционными методами. Полученные данные показали широкие границы изменчивости признаков в дискретных группировках *P. longicollis*, выявили различия в средних значениях и варьирования, а также в характере частотного распределения показателей. Широкий диапазон разнообразия половозрелых особей *P. longicollis* позволяет оценить их свойства как «нормальные» для данных условий среды (Шмальгаузен, 1982, 1983) и определяет широкую норму реакции как сложившейся адаптивной возможности организмов (Северцов, 1990).

Важным аспектом характера изменчивости является распределение значений признаков в вариационном ряду. На материале по индивидуальной изменчивости темпов роста личинок *Rana temporaria* (Linnaeus 1758) в разных условиях среды Северцов и Сурова (1981) показали, что распределение по признаку с широкой нормой реакции отражает генотипическое разнообразие популяции. Полученные нами данные о высоком фенотипическом разнообразии особей в группировках *P. longicollis* согласуются с генетическими исследованиями, проведенными с помощью RAPD-PCR анализа (Král'ová, Spakulova, 1996). Так, в RAPD профиле 20 экз. взрослых цестод *P. longicollis*, полученном с помощью OPA 04 праймера, только три фрагмента были постоянны и обнаружены в каждом из исследованных экземпляров цестод, 6 фрагментов встречались с максимальной частотой, один фрагмент был очень редким.

Применение метода главных компонент наглядно продемонстрировало высокую фенотипическую изменчивость выделенных группировок и позволило выделить их наиболее существенные особенности. По морфометрическим показателям комплекса признаков прикрепления булавовидная группировка имеет более крупные размеры сколекса, меньший диапазон изменчивости его ширины и диаметра боковых присосок, высокие показатели встречаемости апикальной присоски с вариацией A2. Две другие группировки имеют большую площадь перекрытия параметров признаков, но различаются их крайними значениями. По комплексу трофико-репродуктивных признаков группировки четко различаются длиной половозрелых члеников. Группировка с квадратными члениками занимает центральное место. Две другие располагаются по разные стороны от нее. Распределение особей в координатах главных компонент показывает, что по совокупности значений признаков каждая особь занимает свое место в группировке, так же как и группировки в структуре популяции *P. longicollis*. При этом каждая из особей иерархически соотносится с группировкой, к которой она принадлежит, соответственно каждая субпопуляционная группировка иерархически соотносится с популяцией *P. longicollis*. Все вместе они создают эпигенетический

ландшафт популяции, который инвариантен для входящих в нее особей (Васильев и др., 2007).

Выделенные группировки представляют собой элементарную структурную единицу популяции *P. longicollis*. По сочетанию двух признаков – формы сколекса и формы апикальной присоски – можно выделить несколько фенотипов. На их основе обеспечивается адаптивный ответ популяции на изменение среды. Анализ распределения фенотипов по форме сколекса и форме апикальной присоски выявил сложную структуру популяции по признакам прикрепления. Фенотип с булавовидным сколексом и двумя формами апикальной присоски составляет основу популяции *P. longicollis*. Относительно многочисленны фенотипы с ланцетовидным и ядровидным сколексом, и простой апикальной присоской. Два фенотипа – с ланцетовидным и ядровидным сколексами и сложной апикальной присоской малочисленны. Доминирующий фенотип с булавовидным сколексом хорошо дифференцируется от них более крупными размерами сколекса и более низкими показателями его изменчивости.

Преобладание в структуре популяции *P. longicollis* фенотипа с булавовидной формой сколекса и фенотипа стробилы с квадратной формой половозрелых члеников позволяет считать их более приспособленными к условиям среды обитания и определить булавовидный фенотип сколекса и квадратный фенотип половозрелых члеников стробилы как ядро популяции – устойчивую внутривидную структуру, обеспечивающую эффективное воспроизводство популяции. Другие фенотипы составляют периферию популяции. Их высокая изменчивость способствует расширению границ разнородности и повышает пластичность и устойчивость популяции.

Ранее было показано, что популяция *P. longicollis*, формируемая в европейской ряпушке, обладает высоким фенотипическим разнообразием, которое проявляется в широком наборе дискретных вариаций признаков и их сочетаний. Однако в структуре разнообразия доминирует одна группировка по признакам прикрепления, имеющая сколекс ядровидной формы, и одна группировка по трофико-репродуктивным признакам стробилы – с половозрелыми члениками квадратной формы. Остальные малочисленны и редки, что свидетельствует о жестком регулировании хозяином нормы реакции паразита (Аникиева и др., 2004).

Сиг и ряпушка – представители одного рода *Coregonus* Linnaeus 1758. Как и всем сиговым им свойственны высокая генетическая изменчивость и фенотипическая пластичность. Обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* sensu lato имеет циркумполярное распространение. На протяжении ареала он образует множество экологических форм, которые занимают разные экологические ниши, имеют разные типы питания, различаются темпом роста, местами и сроками нереста. В озере Каменное сизи представлены

двумя экологическими формами: малотычинковой и среднетычинковой. Наиболее многочислен малотычинковый сиг (Первозванский, 1986). Обе экологические формы обыкновенного сига из оз. Каменное пластичны по размерно-весовым признакам, темпу роста, продолжительности жизни, плодовитости. Анализ молекулярного разнообразия (AMOVA) выявил высокое внутривидовое разнообразие (90% от всей генетической изменчивости) сегов в оз. Каменное. Анализ изменчивости гена ND1 ДНК показал, что преобладающие гаплотипы обеих экологических форм сегов достаточно хорошо дифференцированы друг от друга (Ильмаст и др., 2016).

Ареал европейской ряпушки охватывает бассейны Северного, Балтийского, Баренцева и Белых морей. В пределах вида выделяют 2 формы европейской ряпушки – мелкую длиной 10–12 см, массой 50–70 г и крупную массой до 200 г (Потапова, 1978). Из них самыми крупными являются ладожский рипус и онежский килец (Рыбы в заповедниках России, 2010).

Изменчивость и многообразие форм сеговых рыб определяются особенностями их питания в водоемах Севера (Решетников, 1980). Европейская ряпушка – специализированный планктофаг. Типичная мелкая ряпушка в течение всей жизни питается планктоном. Крупная ряпушка, оставаясь планктофагом, способна использовать в пищу амфибиотических и воздушных насекомых, нектобентические и бентические организмы. Спектр и интенсивность питания ряпушки зависят от температурного режима водоема, от состава и величины запасов корма и физиологического состояния рыбы (Потапова, 1978; Решетников, 1980). Сиги оз. Каменное относятся к бентофагам с широким спектром питания. Ведущими группами являются моллюски, личинки хирономид, поденок, ручейников, веснянок и бокоплавов. Встречаемость веслоногих ракообразных, в число которых входят и промежуточные хозяева *P. longicollis*, не превышает 10%. Спектр питания сегов разный в разные годы, у рыб разного размера и возраста, а также у особей с крайними вариантами числа жаберных тычинок в пределах одной популяции (Первозванский, 1986; Ильмаст, Стерлигова, 2012).

Популяции сига и ряпушки, несмотря на то, что они могут обитать в одном водоеме, всегда в большей или меньшей степени изолированы друг от друга. Места обитания сига в период открытой воды приурочены к песчано-илистым участкам литоральной зоны, где он нагуливается в летний период. Ряпушка обитает в центральной части озера. Различия обнаруживаются и в местах нереста сига и ряпушки (Решетников, 1980).

Известно, что внутривидовый отбор является реакцией различных генотипов на воздействие любых локальных условий среды и приводит к постепенному смещению частот различных генотипов в направлении средней приспособленности

популяции в целом. На этом пути формируются локальные адаптации и протекает формирование популяционно-генетической основы локальных дифференцировок (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Особенности биологии хозяев *P. longicollis* и разделение их популяций по экологической нише формируют степень изоляции популяционных гостальных группировок паразита и накопление между ними генетических и морфологических различий. Разнообразие экологических условий обитания *P. longicollis* приводит к тому, что в разных популяциях направленность естественного отбора оказывается различной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами данные по фенотипической изменчивости и структуре популяции *P. longicollis*, формируемой в сига, и сопоставление с известными материалами *P. longicollis* из европейской ряпушки показывают, что важным фактором формирования фенотипического разнообразия и структуры гельминта является экологический тип поведения хозяина, определяющий занимаемую популяцией нишу.

БЛАГОДАРНОСТИ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0005, № г.р. 122032100130-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аникиева Л.В. 2008. Популяционная изменчивость *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) из европейской ряпушки *Coregonus albula* озер Карелии. Паразитология 42 (1): 3–12. [Anikieva L.V. 2008. Population variability of *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) from the European vendace *Coregonus albula* from lakes of Karelia. Parazitologiya 42 (1): 3–12. (in Russian)].
- Аникиева Л.В., Барская Ю.Ю. 2008. Морфологическое разнообразие паразита лососевидных рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) из сига *Coregonus lavaretus* малых водоемов национального парка “Паанаярви” // Труды КарНЦ РАН. Вып. 13. Петрозаводск, КарНЦ РАН, 12–16. [Anikieva L.V., Barskaya Yu.Yu. 2008. Morphological diversity of salmon parasite *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) from whitefish *Coregonus lavaretus* in small water bodies of the Paanajärvi National Park // Transactions of Karelian Research Center of Russian Academy of Science. Issue. 13. Petrozavodsk, KarRC RAS, 12–16. (in Russian)].
- Аникиева Л.В., Иешко Е.П. 2007. Морфологический полиморфизм цестоды *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) в онтогенезе. Паразитология 41 (2): 103–112. [Anikieva L.V., Ieshko E.P. 2007. Morphological polymorphism of the cestode *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) in ontogeny. Parazitologiya 41 (2): 103–112. (in Russian)].

- Аникиева Л.В., Харин В.Н., Спектор Е.Н. 2004. Полиморфизм и структура популяции *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) из европейской ряпушки *Coregonus albula* L. Паразитология 38 (5): 438–447. [Anikieva L.V., Kharin V.N., Spector E.N. 2004. Polymorphism and population structure of *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) from the European vendace *Coregonus albula* L. Parazitologiya 38 (5): 438–447. (in Russian)].
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 121 с. [Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1985. Fish parasites. Study guide. L.: Science. 121 pp. (in Russian)].
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. 2007. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения. Учебное пособие. Отв. ред. докт. биол. наук И.М. Хохуткин. Екатеринбург, изд-во Уральского университета, 279 с. [Vasilyev A.G., Vasilyeva I.A., Bolshakov V.N. 2007. Phenogenetic variability and methods of its study. Tutorial. Managing ed. Doctor of Biological Sciences I.M. Khokhutkin. Ekaterinburg, publishing house of the Ural University, 279 pp. (in Russian)].
- Гиченок Л.А. 1995. Изменчивость и фенотипическое разнообразие скребня *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala) из двух видов беломорских рыб. Зоологический журнал 74 (8): 15–26. [Gichenok L.A. 1995. Variability and phenotypic diversity of the acanthocephalan *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala) from two White Sea fish species. Zoologicheskii Zhurnal 74 (8): 15–26. (in Russian)].
- Гуляев В.Д. 1998. Становление организации цестод и основные направления ее преобразования в эволюции. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 46 с. [Gulyaev V.D. 1998. Formation of the organization of cestodes and the main directions of its transformation in evolution. Abstract dis. ...d. b. s. M., 46 pp. (in Russian)].
- Добровольский А.А., Евланов И.А., Шульман С.С. 1994. Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющей их устойчивость. Отв. ред. С.С. Шульман. Экологическая паразитология. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН: 3–43. [Dobrovolsky A.A., Evlanov I.A., Shulman S.S. 1994. Parasitic systems: an analysis of the structure and strategy that determines their resilience. Rep. ed. S.S. Shulman. Ecological parasitology. Petrozavodsk, Karelian Research Center RAS, 3–43. (in Russian)].
- Евланов И.А. 1992. Внутрипопуляционный полиморфизм плероцеркоидов *Digamma interrupta* (Cestoda, Ligulidae) и его роль в функционировании паразитарной системы. Журнал общей биологии 53 (3): 368–372. [Evlanov I.A. 1992. Intrapopulation polymorphism of plerocercoids *Digamma interrupta* (Cestoda, Ligulidae) and its role in the functioning of the parasitic system. Zhurnal obshchey biologii 53 (3): 368–372. (in Russian)].
- Иешко Е.П., Аникиева Л.В. 1980. Полиморфизм *Proteocephalus exiguus* - массового паразита сиговых рыб. Паразитология 14 (5): 422–426. [Ieshko E.P., Anikieva L.V. 1980. Polymorphism of *Proteocephalus exiguus*, a mass parasite of whitefish. Parazitologiya 14 (5): 422–426. (in Russian)].
- Ильмаст Н.В., Сендек Д.С., Титов С.Ф., Абрамов С.А., Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. 2016. К вопросу о дифференциации экологических форм/ подвидов сига *Coregonus lavaretus* озера Каменное. Ученые записки Петрозаводского гос. университета. Общая биология 4 (157): 42–53. [Ilmast N.V., Sendek D.S., Titov S.F., Abramov S.A., Zuikova E.I., Bochkarev N.A. 2016. On the issue of differentiation of ecological forms/subspecies of the whitefish *Coregonus lavaretus* of Lake Kamennoye. Scientific notes of the Petrozavodsk state. University. General biology 4 (157): 42–53. (in Russian)].

- Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П. 2012. Экологическая характеристика водоема, не затронутого влиянием деятельности человека (оз. Каменное). Рыбное население. Под общей ред. Н.Н. Немовой и др. Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия. Петрозаводск, изд-во Карельский научный центр РАН, 21–26. [Ilmast N.V., Sterligova O.P. 2012. Ecological characteristics of a water body not affected by human activities (Lake Kamennoe). fish population. Under the general editorship. N.N. Nemovoi et al. Biota of northern lakes under anthropogenic impact. Petrozavodsk, publishing house Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, 21–26. (in Russian)].
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М., Высшая школа, 352 с. [Lakin G.F. 1990. Biometrics. M., Higher School, 352 pp. (in Russian)].
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. Пер. с англ. М., Мир, 460 с. [Mayr E. 1970. Populations, species, and evolution. Cambridge, Harvard University Press, 453 pp.].
- Первозванский В.Я. 1986. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование). Петрозаводск: Карелия. 216 с. [Pervozvansky V.Ya. 1986. Fishes of reservoirs of the area of the Kostomuksha iron ore deposit (ecology, reproduction, use). Petrozavodsk, Karelia, 216 pp. (in Russian)].
- Потапова О.И. 1978. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л.: Наука. 132 с. [Potapova O.I. 1978. Large vendace *Coregonus albula* L. L., Nauka, 132 pp. (in Russian)].
- Пугачев О.Н. 1988. Феногеографический анализ *Dactylogyrus phoxini* Malewitskaja, 1949. В сб.: С.С. Шульман, Е.П. Иешко (ред.). Эколого-популяционный анализ паразито-хозяйственных отношений. Петрозаводск, Изд-во КарНЦ РАН, 103–109. [Pugachev O.N. 1988. Phenogeographical analysis of *Dactylogyrus phoxini* Malewitskaja, 1949. In: S.S. Shulman, E.P. Ieshko (eds). Ecological-population analysis of host-parasite relations. Petrozavodsk, KarRC RAS, 103–109. (in Russian)].
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М., Наука, 300 с. [Reshetnikov Yu.S. 1980. Ecology and systematics of whitefishes. M., Nauka, 300 pp. (in Russian)].
- Рыбы в заповедниках России. 2010. (Под ред. Ю.С. Решетникова). Т. 1. М., Товарищество научных изданий КМК, 627 с. [Fish in the reserves of Russia. 2010. (Edited by Yu.S. Reshetnikov). T. 1. M.: KMK Scientific Press Ltd., 627 pp. (in Russian)].
- Северцов А.С. 1990. Направленность эволюции. М., Изд-во МГУ, 272 с. [Severtsov A.S. 1990. Direction of evolution. M., Moscow State University, 272 pp. (in Russian)].
- Северцов А.С., Сурова Г.С., 1981. Индивидуальная изменчивость нормы реакции и адаптация популяции. Журнал общей биологии 42 (2): 181–192. [Severtsov A.S., Surova G.S. 1981. Individual variability in reaction rate and population adaptation. Zhurnal obshchey biologii 42 (2): 181–192. (in Russian)].
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1977. Краткий очерк теории эволюции. М., Наука, 297 с. [Timofeev-Resovsky N.V., Vorontsov N.N., Yablokov A.V. 1977. Brief outline of the theory of evolution. M., Nauka, 297 pp. (in Russian)].
- Фортунато М.Э. 1987. Выделение неметрических вариаций и характеристика некоторых группировок *Dactylogyrus vastator* Nyb., 1924 (Monogenea), паразита карповых рыб. Труды Зоологического института АН СССР 161: 51–62. [Fortunato M.E. 1987. Isolation of nonmetric variations and characterization of some groups of *Dactylogyrus vastator* Nyb., 1924 (Monogenea), a parasite of cyprinids. Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR, 161: 51–62. (in Russian)].

- Фрезе В.И. 1965. Протеоцефалаты – ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М., Наука, 538 с. [Frese V.I. 1965. Proteocephalates – tapeworms of fish, amphibians and reptiles. M., Nauka, 538 pp. (in Russian)].
- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс. В кн.: Макридин В.П., Меннер В.В. (ред.) Современная палеонтология. Т. 2. М., Недра, 142–168. [Shishkin M.A. 1988. Evolution as an epigenetic process. In: Makridin V.P., Menner V.V. Modern paleontology. T.2. M., Nedra, 142–168. (in Russian)].
- Шмальгаузен И.И. 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии Избранные труды. М., Наука, 383 с. [Shmalgauzen I.I. 1982. Organism as a whole in individual and historical development Selected Works. M., Nauka, 383 pp. (in Russian)].
- Шмальгаузен И.И. 1983. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. Отв. ред. М.С. Гиляров. М., Наука, 360 с. [Shmalgauzen I.I. 1983. Ways and laws of the evolutionary process. Selected works. Rep. ed. M.S. Gilyarov. M., Nauka, 360 pp. (in Russian)].
- Шульман С.С. 1958. Специфичность паразитов рыб. В сб.: Полянский Ю.И. (отв. ред.). Основные проблемы паразитологии рыб. Л., Изд-во ЛГУ, 109–121. [Shulman S.S. 1958. Specificity of fish parasites. In Polyansky Yu.I. (ed.) Main problems of fish parasitology. L., Leningrad State University, 109–121. (in Russian)].
- Шульман–Альбова Р.Е. 1952. К вопросу об изменчивости дигенетического сосальщика рыб *Podocotyle atomon* (Rud.) Odhner. Ученые записки Ленинградского университета, серия биологическая 141 (28): 110–126. [Shulman-Albova R.E. 1952. On the question of the variability of the digenetic fish fluke *Podocotyle atomon* (Rud.) Odhner. Uchenyye zapiski Leningradskogo universiteta, seriya biologicheskaya 141 (28): 110–126. (in Russian)].
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* V. 4 (issue1): 9 pp.
- Hanzelova V., Snabel V., Spakulova M., Kralova I., Fagerholm H-P. 1995. A comparative study of the fish parasites *Proteocephalus exiguus* and *P. percae* (Cestoda: Proteocephalidae): morphology, isoenzymes and karyotype. *Canadian Journal of Zoology* 73 (7): 1191–1198.
- Král'ová I. 1996. A total DNA characterization in *Proteocephalus exiguus* and *P. percae* (Cestoda: Proteocephalidae): random amplified polymorphic DNA and hybridization techniques. *Parasitology Research* 82 (8): 668–671.
- Král'ová I., Spakulová M. 1996. Intraspecific variability of *Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911 (Cestoda: Proteocephalidae) as studied by the random amplified polymorphic DNA method. *Parasitology Research* 82 (6): 542–545.
- Scholz T., Hanzelova V. 1998. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. Praha, 118 pp.

**PHENOTYPIC DIVERSITY OF POPULATION GROUPINGS
OF *PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS* (ZEDER 1800)
(CESTODA: PROTEOCEPHALIDAE),
A PARASITE OF THE WHITEFISH *COREGONUS LAVARETUS* (L.)**

L. V. Anikieva , E. P. Ieshko

Keywords: population, structure, phenotypic diversity, common whitefish *Coregonus lavaretus*, cestode *Proteocephalus longicollis*

SUMMARY

The population diversity of the cestode *Proteocephalus longicollis* population in whitefish *Coregonus lavaretus* from Lake Kamennoye (Kostomukshsky State Nature Reserve, northern Karelia) was studied. Variability of groupings identified in the *P. longicollis* population according to discrete parameters of attachment and trophic-reproductive features is characterized. The diversity, similarity, and distinctions of the morphometric parameters and the contributions of specific groupings to the phenotypic diversity are assessed. The *P. longicollis* population is represented mostly by the phenotype with a clavate scolex, which is easily differentiated from the nucleiform and the lanceolate phenotypes by larger scolex dimensions and lower variability. We conclude that an essential factor behind the phenotypic diversity and structure of the helminth population is the ecological type of host's behavior, which determines the niche occupied by the population. The adaptive response of the *P. longicollis* population to change of the host species is manifested in a modified frequency distribution of phenotypes with different attachment features.

УДК 576.895

ГЕЛЬМИНТОФАУНА УТИНЫХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ И ЭСТОНИИ

© 2022 г. А. А. Виноградова^{a, b, *}, В. В. Скворцов^b

^a Зоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^b РГПУ им. А.И. Герцена, факультет биологии,
наб. р. Мойки, 48б, Санкт-Петербург, 191186 Россия

*e-mail: gennadyeva@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.01.2022 г.

После доработки 23.02.2022 г.

Принята к публикации 26.02.2022 г.

На территории Северо-Запада России (разные районы Ленинградской, Калининградской и Псковской областей и Лоухского района Карелии) и Эстонии (Калласте) проведены исследования гельминтофауны речных уток. Всего обнаружено 43 вида гельминтов, принадлежащих к Trematoda, Cestoda, Acanthocephala и Nematoda. Выявленные различия в видовом составе гельминтов уток в разных районах и в разные сезоны в основном объясняются различиями в доступности для них кормовых объектов – беспозвоночных, в некоторых случаях даже рыб, которые служат промежуточными хозяевами гельминтов. Большинство из гельминтов, обнаруженных в кишечниках уток, связаны своими жизненными циклами с пресными водами. Только на побережье Белого моря гельминтофауна кряквы состоит исключительно из «морских» видов, заражение которыми происходит при питании птиц на литорали во время отлива.

Ключевые слова: Anatinae, Trematoda, Cestoda, Acanthocephala, Nematoda

DOI: 10.31857/S0031184722020028, **EDN:** FESNNG

Большая часть исследований гельминтофауны уток приходится на вторую половину XX века. Среди них выделяются монографии и статьи Быховской-Павловской (1962), Скрябина (1951, 1953), Смогоржевской (1976), Спасской (1966), Хохловой (1986), Мак Дональда (Key to trematodes reported in waterfowl. 1981) и Лапажа (Lapage, 1961). В этих работах приведены материалы по основным видам гельминтов, встречающимся у водоплавающих с различных территорий. Большинство из этих гельминтов

паразитирует в органах пищеварительной системы, преимущественно в кишечнике. Наиболее разнообразна фауна трематод и цестод, тогда как нематоды и скребни менее богаты видами, хотя и обычны для уток.

Несмотря на давнюю историю исследования паразитов утиных, приходится констатировать, что сведения по гельминтам уток, а также по промежуточным хозяевам с территории Северо-Запада России в большей степени известны с территории Карелии (Фролова, 1975; Яковлева и др., 2012, 2018; Lebedeva et al., 2015, 2017), а в других районах фрагментарны. Между тем, эта территория представляет существенный интерес, поскольку через нее проходит Восточно-Атлантический пролетный путь (Davidson, Stroud, 2001), по которому весной идет массовая миграция водоплавающих с мест зимовок в Африке и Европе к местам гнездовий на Северо-Востоке Европы и в Западной Сибири, а осенью – в обратном направлении. Некоторые из этих мигрантов останавливаются для отдыха на территории Северо-Запада России и сопредельных стран, а часть из них остается здесь для гнездования и линьки (Носков и др., 2016). Соответственно, в состав сообществ гельминтов уток этого региона могут быть включены виды, циркулирующие на его территории, а также виды, приносимые утками с мест зимовок («южные» виды по классификации Догеля (1962)), северных гнездований («северные» виды) и приобретаемые в ходе весенних и осенних миграций («миграционные» виды). Недостаточность информации по составу гельминтов уток в обсуждаемом регионе, а также по путям реализации их жизненных циклов побудило нас выполнить данное исследование. Цель исследования – определение состава сообществ гельминтов у ряда видов уток и оценка возможности их трансмиссии в некоторых районах Ленинградской, Псковской и Калининградской областей, а также Эстонии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Гельминтологический материал собран от 99 экз. уток, добытых во время весенних и осенних охот с 2010 по 2019 гг. в разных районах Северо-Запада России, а также в восточной части Эстонии (сроки и районы приведены в табл. 1). Основную часть обследованных птиц составили благородные утки: кряква обыкновенная (*Anas platyrhynchos*) 78 экз., чирок-свистунок (*A. crecca*) 2 экз., свиязь (*Mareca penelope*) 2 экз., чирок-трескунок (*Spatula querquedula*) 4 экз. Нырковые утки были представлены только двумя видами: хохлатая чернеть (*Aythya fuligula*) 11 экз., гоголь обыкновенный (*Bucephala clangula*) 2 экз. Вскрытие птиц производили не позднее суток с момента добычи охотниками в период открытия охот в регионах.

У всех птиц извлекали печень и кишечник и сразу их замораживали (примерно – 18°C). У трех крякв сохранился желчный пузырь. В лаборатории эти органы размораживали и подвергали паразитологическому обследованию в соответствии с рекомендациями Быховской-Павловской (1985) и Дубининой (1971). Обнаруженных плоских червей и скребней фиксировали в 70% этаноле, а нематод – в 4% горячем формалине (примерно 90°C).

Изготовление тотальных препаратов проводили по стандартной методике. Для окраски гельминтов использовали различные красители: квасцовый кармин (для трематод), гематоксилин Эрлиха (для цестод), гематоксилин Бемера (для скребней). После обезвоживания в спиртах восходящей концентрации объекты заключали в монтирующую среду (Tissue-Mount™ Mounting Medium, Sakura). Нематод помещали в смесь глицерина и воды (1:1) для просветления, постепенно добавляя глицерин в раствор, делая его более концентрированным, по методике, предложенной Рыссом (Ryss, 2017).

Видовую идентификацию обнаруженных гельминтов проводили по оригинальным работам и определителям «Key to trematodes reported in Waterfowl» (McDonald, 1981); «Keys to the Trematoda» Vol. 1 (Gibson et al., 2002); «Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды» (Спаская, 1966); «Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР» (Хохлова, 1986).

Расчёт интенсивности инвазии (ИИ), экстенсивности инвазии (ЭИ) и доверительных интервалов (ДИ) средних значений для 95% уровня значимости проводили с использованием программы Quantitative Parasitology (QP3). Расчет точного критерия Фишера выполнен в программе Microsoft Excel 2013.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В обследованных утках в общей сложности обнаружены 43 вида гельминтов (табл. 2). В кровеносных сосудах и протоках печени отмечены только два вида трематод: *Bilharziella polonica* и *Metorchis xanthosomus*. Остальные гельминты локализовались в кишечнике. Желчные пузыри были изучены только у трёх экземпляров кряквы – гельминты в них отсутствовали.

Практически все обнаруженные гельминты, кроме *Retinometra macracanthos* и *Sobolevicanthus gracilis*, выявлены у кряквы обыкновенной (табл. 2). Только у нырковых уток отмечен *R. macracanthos*. И у нырковых, и у благородных уток зарегистрированы *B. polonica*, *Cotylurus cornutus*, *Echinoparyphium aconiatum*, *Notocotylus attenuatus*, *Cloacotaenia megalops* и *Polymorphus minutus*.

Наибольшее количество изученных птиц приходится на Кингисеппский (45 экз.) и Бокситогорский (23 экз.) районы Ленинградской обл. В сборах из уток Кингисеппского р-на выявлено наибольшее число видов трематод, а у утиных в Бокситогорском р-не наибольшее число видов приходилось на цестод (рис. 1).

У крякв из Бокситогорского р-на отмечены трематоды *Bilharziella polonica*, *Echinostoma revolutum*, *Echinoparyphium recurvatum*, *Hypodereum conoideum*, *Notocotylus attenuates*. Также у одного чирка-трескунка зарегистрированы *E. recurvatum* и *Levinseniella brachysoma*. Фауна трематод уток Кингисеппского р-на более разнообразна. В ее составе присутствуют те же виды, что и в Бокситогорском р-не. Кроме них, у крякв также отмечены *Apatemon gracilis*, *Cotylurus cornutus*, *Cotylurus flabelliformis*, *Echinoparyphium aconiatum*, *Paramonostomum anatis*, *Psilochasmus oxyurus*, *Psilotrema simillimum*. *Diplostomum mergi* встречен у одной особи свиязи.

Таблица 2. Выявленные гельминты, хозяева и районы сбора
Table 2. Revealed helminthes, their hosts, and collecting sites

Вид паразита	Вид хозяина	Район	Интенсивность инвазии (экз.)	Экстенсивность инвазии, % (ДИ)
<i>Diplostomum mergi</i> Dubois, 1932	<i>Mareca penelope</i>	Кингисеппский	207	1.1 (0.02–5.79)
Тип Platyhelminthes Minot, 1876				
Класс Trematoda Rudolphi, 1808				
Семейство Diplostomatidae Poirier, 1886				
<i>Apatemon gracilis</i> (Rudolphi, 1819) Szidat, 1928	<i>Anas platyrhynchos</i>	Кингисеппский, Лужский, Новоржевский	3 (1–7)	7.4 (3.04–14.75)
<i>Cotylurus cornutus</i> (Rudolphi, 1809) Szidat, 1928	<i>Aythya fuligula</i> , <i>Anas platyrhynchos</i>	Кингисеппский, Лужский	89 (7–338)	7.4 (3.04–14.75)
<i>C. flabelliformis</i> (Faust, 1917)	<i>Anas platyrhynchos</i>	Кингисеппский	1	1.1 (0.02–5.79)
Семейство Strigeidae Railliet, 1919				
<i>Metorchis xanthosomus</i> (Creplin, 1846) Braun, 1902	<i>Anas platyrhynchos</i>	Кингисеппский	2	1.1 (0.02–5.79)
Семейство Opisthorchiidae Looss, 1899				
Семейство Echinostomatidae (Looss, 1899) Roche, 1926				
<i>Echinostoma revolutum</i> (Froelich, 1802) Looss, 1899	<i>Anas platyrhynchos</i>	Багратионовский, Бокситогорский, Кингисеппский	15 (1–34)	7.4 (3.04–14.75)
<i>Echinoparyphium aconiatum</i> Dietz, 1909	<i>Aythya fuligula</i> , <i>Anas platyrhynchos</i>	Кингисеппский, Лужский	57 (2–239)	5.3 (1.74–11.98)
<i>E. recurvatum</i> (von Linstow, 1873) Lühe, 1909	<i>Anas platyrhynchos</i> <i>Spatula querquedula</i>	Бокситогорский, Кингисеппский	8 (1–21)	6.4 (2.37–13.38)
<i>Hypodereum conoideum</i> (Block, 1872) Diez, 1909	<i>Anas platyrhynchos</i>	Бокситогорский, Калласте, Усть-Луга, Лужский, Лемболово, Новоржев	6 (1–29)	12.8 (6.77–21.24)

Семейство Psilostomidae Looss, 1900	
<i>Psilochasmus oxurus</i> (Creplin, 1825) Lühe, 1909	<i>Anas platyrhynchos</i> Кингисеппский 13 (13; 14) 2.1 (0.25–7.48)
<i>Psilotrema simillium</i> (Muhling, 1898)	<i>Anas platyrhynchos</i> Кингисеппский 5 (2; 7) 2.1 (0.25–7.48)
<i>Sphaeridiotrema globulus</i> (Rudolphi, 1814)	<i>Anas platyrhynchos</i> Лужский 6 1.1 (0.02–5.79)
Семейство Notocotyulidae Lühe, 1909	
<i>Notocotyul attenuatus</i> (Rudolphi, 1809) Kossack, 1911	<i>Aythya fuligula</i> , <i>Anas platyrhynchos</i> , <i>Anas crecca</i> Бокситогорский, Выборгский, Гурьевский, Кингисеппский, Лужский, Новоржевский 8 (1–46) 42.6 (32.40–53.18)
<i>Paramonostomum alveatum</i> Garkavi, 1965	<i>Anas platyrhynchos</i> Кингисеппский, Лоухский 640 (24; 1256) 2.1 (0.25–7.48)
<i>P. anatis</i> (Mehlis in Creplin, 1846) Lühe, 1909	<i>Anas platyrhynchos</i> Лоухский 60 1.1 (0.02–5.79)
Семейство Schistosomatidae Stiles & Hassall, 1898	
<i>Bilharziella polonica</i> (Kowalewsky, 1895) Looss, 1899	<i>Aythya fuligula</i> , <i>Anas platyrhynchos</i> Бокситогорский, Всеволожский, Калласте, Кингисеппский, Лужский 16 (1–100) 14.9 (8.38–23.73)
Семейство Microphallidae Ward, 1901	
<i>Levinseniella brachysoma</i> (Creplin, 1837) Stiles & Hassall, 1902	<i>Anas platyrhynchos</i> , <i>Spatula querquedula</i> Бокситогорский, Лоухский 36 (16; 57) 2.1 (0.25–7.48)
<i>Microphallus pygmeus</i> (Levinsen, 1881) Ваер, 1944	<i>Anas platyrhynchos</i> Лоухский 6400 1.1 (0.02–5.79)
<i>M. triangulatus</i> Galaktionov, 1984	<i>Anas platyrhynchos</i> Лоухский 1000 1.1 (0.02–5.79)

Таблица 2. Продолжение
Table 2. Continuation

Класс Cestoda Rudolphi, 1808 Семейство Arjoraksidae Mayhew, 1925			
Вид паразита	Вид хозяина	Район	Интенсивность инвазии (экз.)
<i>Arjoraksis furigera</i> (Rudolphi, 1819) Fuhrmann, 1926	<i>Anas platyrhynchos</i> , <i>Mareca penelope</i>	Бокситогорский, Кингисеппский, Лужский, Калласте	2 (1-5)
			18.1 (10.90-27.37)
			Экстенсивность инвазии, % (ДИ)
Семейство Numeperidae Argola, 1899			
<i>Anatinella spinulexa</i> Dubinina, 1953	<i>Aythya fuligula</i> , <i>Anas platyrhynchos</i>	Кингисеппский	1 (1; 1)
<i>Cloacotaenia megalops</i> (Nitzsch, Creplin, 1829)	<i>Aythya fuligula</i> , <i>Anas platyrhynchos</i>	Гурьевский, Лужский	3 (3; 3)
<i>Dicranotaenia coronula</i> (Dujardin, 1845)	<i>Anas platyrhynchos</i>	Бокситогорский, Кингисеппский, Лужский	2 (1-5)
<i>D. sacciperum</i> (Mayhew, 1925) Lopez-Neuza, 1942	<i>Anas platyrhynchos</i>	Бокситогорский	1 (1; 1)
<i>Diorchis stephanskyi</i> Czaplinski, 1956	<i>Anas platyrhynchos</i>	Кингисеппский	3
<i>Fimbriaria fasciolaris</i> (Pallas, 1781) Frölich, 1802	<i>Anas platyrhynchos</i>	Бокситогорский, Усть-Луга	1 (1; 1)
<i>Fimbriaria</i> sp.	<i>Anas platyrhynchos</i>	Лоухский	11
<i>Microsomacanthus abortiva</i> (Linstow, 1904)	<i>Anas platyrhynchos</i>	Гурьевский, Калласте	5 (3; 6)
<i>M. hopkinsi</i> (Creplin, 1829)	<i>Anas platyrhynchos</i>	Калласте	1
<i>M. microsoma</i> (Creplin, 1829)	<i>Anas platyrhynchos</i>	Лоухский	30
<i>M. paracompressa</i> (Czaplinski, 1956) Spasskaja et Spassky, 1961	<i>Anas platyrhynchos</i>	Бокситогорский, Кингисеппский	8 (7; 9)

<i>Parabisaccanthes kazachstanica</i> Maksimova, 1963	<i>Anas platyrhynchos</i>	Бокситогорский	1	1.1 (0.02–5.79)
<i>P.philactes</i> (Schiller, 1951)	<i>Anas platyrhynchos</i>	Бокситогорский	1	1.1 (0.02–5.79)
<i>Reinometra macracanthos</i> (Linstow, 1877) Spassky, 1963	<i>Aythya fuligula, Visecephala clangula</i>	Кировский, Кингисеппский	1 (1; 1)	2.1 (0.25–7.48)
<i>R. venusta</i> (Roseter, 1897) Spasskaja, 1966	<i>Anas platyrhynchos</i>	Кингисеппский	1	1.1 (0.02–5.79)
<i>Sobolevicanthus gracilis</i> (Zeder, 1803)	<i>Anas crecca, Spatula querquedula</i>	Бокситогорский, Кингисеппский	1 (1; 1)	2.1 (0.25–7.48)
<i>S. octacantha</i> (Krabbe, 1869) Spassky et Spasskaya, 1954	<i>Anas platyrhynchos</i>	Бокситогорский	1	1.1 (0.02–5.79)
<i>Wardoides nyroca</i> (Yamaguti, 1935) Spassky, 1962	<i>Anas platyrhynchos</i>	Бокситогорский	1	1.1 (0.02–5.79)
Тип Acanthoscephala Kôlг., 1771 Класс Palaesanthoscephala Meyer, 1931 Семейство Polymorphidae Meyer, 1931				
<i>Filicollis anatis</i> (Schränk, 1788) Lühe, 1911	<i>Anas platyrhynchos</i>	Бокситогорский, Всеволожский, Выборгский, Кингисеппский, Лужский, Новоржевский	3 (1–11)	19.1 (11.76–28.57)
<i>Polymorphus minutus</i> (Zeder, 1800) Lühe, 1911	<i>Aythya fuligula, Anas platyrhynchos, Visecephala clangula</i>	Гурьевский, Кингисеппский, Кировский, Лужский, Новоржевский	14 (1–98)	13.8 (7.57–22.49)
<i>P. phippii</i> Kostylev, 1922	<i>Anas platyrhynchos</i>	Кингисеппский, Лоухский	5 (1–15)	7.4 (3.04–14.75)
Nematoda Rudolphi, 1808 Класс Chromadoreae Inglis, 1932 Ascarididae Baird, 1853				
<i>Ascaridia galli</i> (Schränk, 1788) Freeborn, 1923	<i>Anas platyrhynchos</i>	Гурьевский, Кингисеппский, Лужский	2 (2–3)	3.2 (0.66–9.05)
<i>Porrocaecium crassum</i> (Deslongchamps, 1824)	<i>Anas platyrhynchos</i>	Багратионовский	18	1.1 (0.02–5.79)

Цестоды утиных Кингисеппского р-на представлены 9 видами, из них у кряквы обыкновенной обнаружены: *Anatinella spinulesa*, *Aploparaksis furcigera*, *Dicranotaenia coronula*, *Diorchis stephansky*, *Fimbriaria fasciolaris*, *Microsomacanthus paracompressa*, *Retinometra venusta*. Только у хохлатой чернети выявлен *R. macrocanthos* и у свистунка – *Sobolevicanthus gracilis*. В выборке из Бокситогорского р-на присутствует 12 видов цестод. Из них *Dicranotaenia sacciperum*, *Parabisacanthos philactes*, *Parabisacanthos kazachstanica*, *Sobolevicanthus octacantha* и *Wardoides nyroca* отмечаются только у крякв в Бокситогорском р-не. Остальные черви, за исключением *Anatinella spinulesa*, *Diorchis stephansky* и *R. venusta*, присутствуют в обеих выборках.

У уток выявлено три вида скребней в Кингисеппском р-не: *Filicollis anatis*, *Polymorphus phippii* и *P. minutus*. В Бокситогорском р-не зарегистрирован только *F. anatis*.

Нематоды были представлены только одним видом *Ascaridia galli* в Кингисеппском р-не, в Бокситогорском р-не представители этих паразитов не обнаружены.

Использование точного критерия Фишера для сравнения экстенсивности инвазии для общих видов позволило выявить статистически значимые различия только для *Bilharziella polonica* ($p=0.037$) и *Notocotylus attenuatus* ($p=0.000$). Зараженность этими паразитами оказалась выше в Кингисеппском р-не.

В Калининградской и Псковской областях, Калласте (Эстония) и в других указанных нами районах Ленинградской обл. зарегистрированы единичные находки гельминтов, не отмеченные в других районах. В сборах из Калласте обнаружен *Microsomacanthus hopkinsi*. Только в Лужском р-не отмечен вид *Sphaeridiotrema globulus*. В выборках из Калласте и Гурьевского р-на Калининградской обл. встречался *M. abortiva*. Только в Багратионовском р-не отмечен *Porrocaecum crassum*.

Для всех районов, кроме Лоухского, характерны общие виды: *Aploparaksis furcigera*, *Bilharziella polonica*, *Filicollis anatis*, *Hypodereum conoideum*, *Notocotylus attenuatus*, *Polymorphus minutus*. Наиболее часто встречаемым видом оказался *N. attenuatus* (табл. 2).

В Лоухском р-не на побережье Белого моря были добыты две особи кряквы обыкновенной. У них были выявлены трематоды *Levinseniella brachysoma*, *Microphallus pygmeus*, *M. triangulatus*, *Paramonostomum anatis*, *P. alveatum*, цестоды *Microsomacanthus microsoma*, *Fimbriaria* sp. и скребень *Polymorphus phippii*. Среди этих гельминтов присутствуют только «морские» виды, реализующие свои жизненные циклы в прибрежных экосистемах Белого моря. Это отличает Лоухский р-н от всех остальных, так как в других районах преобладают гельминты, в трансмиссии которых участвуют пресноводные беспозвоночные, а также некоторые виды рыб (табл. 3).

Таблица 3. Промежуточные хозяева обнаруженных трематод
Table 3. Intermediate hosts of found trematodes

Вид трематоды	Промежуточный хозяин		Ссылка
	Первый	Второй	
<i>Diplostomum mergi</i> <i>Apatemon gracilis</i>	<i>Radix auricularia</i> <i>R. peregra</i>	Cypriniformes Salmonidae, Eleotridae, Cobitidae, Cottidae, Gasterosteidae, Gobiidae Hirudinida: <i>Erbodella octoculata</i> , <i>Glossiphonia complanata</i> , <i>Haemopsis sanguisuga</i> , <i>Theromyzon tessulatum</i>	Шелько, 2001; Selbach et al., 2015 Судариков, 1984
<i>Cotylurus cornutus</i>	<i>Stagnicola palustris</i>	Hirudinida <i>Theromyzon tessulatum</i>	Судариков, 1984; Рурка et al., 2021
<i>C. flabelliformis</i> <i>Metorchis xanthosomus</i>	<i>Lymnaea stagnalis</i> <i>Bithynia tentaculata</i>	Hirudinida Cyprinidae	Cambel, 1973; Cort et al., 1945 Bekenoza et al., 2020 Sitko et al., 2016
<i>Echinostoma revolutum</i>	<i>L. stagnalis</i> <i>R. auricularia</i> <i>L. stagnalis</i>	<i>L. stagnalis</i> <i>R. auricularia</i> <i>L. stagnalis</i> ,	Канев, 1994 Faltynkova et al., 2008 Georgieva et al., 2014 Faltynkova et al., 2008
<i>Echinoparyphium</i> <i>aconiatum</i>	<i>L. stagnalis</i>	<i>Planorbarius corneus</i>	Faltynkova et al., 2008
<i>Hypodereum conoideum</i>	<i>L. stagnalis</i>	<i>Planorbis planorbis</i>	Faltynkova et al., 2008; Toledo et al., 1999
<i>Psilochasmus oxyurus</i>	<i>B. tentaculata</i>	<i>R. peregra</i> , <i>S. palustris</i>	Сербина, 2006
<i>Psilotrema similium</i>	<i>B. tentaculata</i>	<i>B. tentaculata</i>	Белякова, 1978b
<i>Sphaeridiotrema globulus</i>	<i>B. tentaculata</i>	Церкарии инцистируются на растительности	Белякова, 1978a
<i>Notocotylus attenuatus</i>	<i>L. stagnalis</i> , <i>R. auricularia</i> , <i>R. ovata</i> <i>R. peregra</i> , <i>S. palustris</i>	Церкарии инцистируются на разных субстратах.	Филимонова, 1985
<i>Paramonostomum anatis</i> <i>P. alveatum</i>	<i>Ectobia ventrosa</i> <i>E. ventrosa</i>	<i>B. tentaculata</i> Церкарии инцистируются на раковине моллюска Церкарии инцистируются на растительном субстрате	Gonchar, Galaktionov, 2015 Gonchar, Galaktionov, 2015
<i>Bilharziella polonica</i>	<i>P. corneus</i>	Церкарии проникают через покровы дефинитивного хозяина	Zbikowska, 2001
<i>Levinseniella brachysoma</i> <i>Microphallus pygmeus</i>	<i>Peringia ulvae</i> <i>Littorina obtusata</i> , <i>L. saxatilis</i>	<i>Gammarus oceanicus</i> Метацеркарии находятся в спороцистах	Galaktionov, Malkova, 1993 Galaktionov et al., 2019
<i>M. triangulatus</i>	<i>L. obtusata</i> , <i>L. saxatilis</i>	Метацеркарии находятся в спороцистах	Galaktionov et al., 2019

Полученные результаты гельминтологических вскрытий уток дополняют имеющуюся информацию по гельминтофауне утиных на севере Палеарктики. В том числе впервые получены сведения по гельминтам уток Ленинградской обл.

В целом, видовой состав обнаруженных нами гельминтов совпадает с видовыми составами, приводимыми в исследованиях по паразитическим червям утиных Чехии, Польши (Kavetska et al., 2008) и Украины (Syrota et al., 2018). По сравнению с этими работами, в нашем материале встречается меньше видов. Отсутствуют трематоды четырех родов: *Parastrigea*, *Opisthorchis*, *Plagiorchis* и *Echinochasmus*, мариты которых регистрировались в вышеперечисленных регионах у разных видов благородных уток. Трематоды рода *Echinochasmus* характерны для поганок, но в материале некоторых авторов (Kavetska et al., 2008; Lapage, 1961) они отмечены и для кряквы. Заражение утиных трематодами родов *Echinochasmus* и *Opisthorchis* могут происходить при поедании различных видов рыб, которые служат для них вторыми промежуточными хозяевами; *Parastrigea* – через головастиков, *Plagiorchis* – через личинки водных беспозвоночных (поденки, стрекозы) и ракообразных (Heneberg et al., 2018). Среди цестод не были выявлены представители семейства Dilepididae. Так же гораздо меньше видов родов *Diorchis*, *Microsomacanthus*, *Sobolevicanthus*, которые могут встречаться у утиных (Спаская, 1966; Толкачева, 1991). Мы предполагаем, что описанные выше различия в составе гельминтофауны утиных Северо-Запада России и европейских стран, где проводились аналогичные исследования (Kavetska et al., 2008; Lapage, 1961), могут быть связаны с малой зараженностью промежуточных хозяев, сезоном, характером и спектром питания. Трематоды из материала, полученного в нашем исследовании, реализуют свои жизненные циклы (табл. 3), преимущественно, через гастропод (первые и вторые промежуточные хозяева) и пиявок (вторые промежуточные хозяева). Для цестод ту же роль промежуточных хозяев играют люмбрикулиды (Бондаренко и др., 2006) и остракоды (Доброхотова, 1985). Можно предположить, что на территории Северо-Запада эти беспозвоночные составляют существенную долю в диете уток, обеспечивая их заражение обнаруженными в исследовании видами гельминтов. Не выявлены нами и трематоды родов *Prostogonimus* и *Leucochloridiomorpha* – паразиты Фабрициевой сумки утиных. В нашем материале представлены только взрослые утки, поэтому эти виды нами не обнаружены.

Благородные и нырковые утки отличаются по способу добывания пищи (Исаков, 1953; Носков и др., 2016). Такие виды как хохлатая черныш и гоголь обыкновенный ныряют в поисках корма, а кряква, свиязи и другие благородные утки — нет. Соответственно, последние могут захватывать корм только с неглубокой части прибрежной зоны. Нырковые и благородные утки являются смешанными птицами.

У благородных уток преобладает корм растительного происхождения, а у нырков – животного (Искова, 1970). Учитывая это, мы предположили, что гельминтофауна нырковых и благородных уток может различаться. Однако при сравнении видового состава гельминтов кряквы, чернети и гоголя в нашем материале существенных различий обнаружить не удалось, что объясняется, скорее всего, небольшим числом вскрытых нырков. И у благородных, и у нырковых уток в равной мере присутствовали гельминты, которыми птицы могли заразиться при поедании промежуточных хозяев или адолескарий трематод (*N. attenuatus*, *P. alveatum*, *Ps. simillimum*) и яиц (*A. galli*), которые могут накапливаться на различных субстратах во внешней среде.

При сравнении состава фауны гельминтов из разных районов выявлены различия между Кингисеппским, где большая часть утиных заражена трематодами, и Бокситогорским, где большинство уток были заражены цестодами (рис. 1). Обследование водоемов в местах добычи уток в Бокситогорском р-не показало практически полное отсутствие в них гастропод (наши данные). Видимо, этим и объясняется небольшое число видов трематод, зарегистрированных нами в утках из Бокситогорского р-на. Следует отметить, что некоторыми паразитами, которых мы обнаружили у обследованных птиц, они заразились в местах зимовок или в миграционный период. На это указывают находки *Levinseniella brachysoma* в чирке с весенней охоты в Бокситогорского р-не, а также *Paramonostomum anatis* и *Polymorphus phippi* в двух кряквах с осенней охоты в Кингисеппском. В трансмиссии этих видов участвуют морские беспозвоночные, поэтому реализация циклов в пресноводных экосистемах невозможна. Пролетные же пути утиных захватывают Белое и Балтийское моря, в прибрежье которых они останавливаются и питаются морскими беспозвоночными (Galaktionov et al., 2019).

Сезонная доступность того или иного корма служит основной причиной, определяющей состав сообществ гельминтов утиных. Об этом, в том числе, свидетельствуют находки *Porrocaecum crassum* в Калининградской обл. Известны случаи, когда в поисках мест для гнездования утки прилетают на поля, где при таянии снега образуются временные водоемы (Мальчевский, Пукинский, 1983). В таких местах птицы могут заразиться *Por. crassum*, питаясь дождевыми червями, которые служат для этой нематоды промежуточными хозяевами. Доступность для уток этого корма ранней весной и определяет их заражение в этот период *Por. crassum* (Birova et al., 1990; Lebedeva et al., 2017).

Анализируя состав гельминтов крякв, добытых в Лоухском р-не, можно предположить, что благородные утки заражаются при поедании морских беспозвоночных в момент обнажения литорали во время отлива. Видимо, в составе корма крякв при-

существуют бокоплавы, через которых происходит трансмиссия *Levinseniella brachysoma* (*Gammarus duebeni* и *G. oceanicus*), *Polymorphus phippsi* (*G. setosus*) (Галактионов, Атрашкевич, 2015), а также литоральные гастроподы, такие как *Littorina* spp., служащие промежуточными хозяевами для *Microphallus pygmaeus* и *M. triangulatus* (Galaktionov et al., 2019). В предпочитаемых утками заиленных бухтах Белого моря обитают моллюски-гидробииды *Ecrobia ventrosa* и *Peringia ulvae*, которые служат первыми промежуточными хозяевами нотокотилидным трематодам *Paramonostomum anatis* и *P. alveatum*, церкарии которых инцистируются на подводных субстратах почти сразу после выхода из зараженных моллюсков и превращаются в инвазионных для птиц метацеркарий (адолюскарий) (Gonchar, Galaktionov, 2015). Эти данные отличаются от аналогичных исследований в Карелии (Лебедева и др., 2015, 2017; Яковлева и др., 2012, 2018). В материале этих авторов присутствовали гельминты, чьи жизненные циклы реализуются только с участием пресноводных беспозвоночных и рыб. Очевидно, в районах, приближенных к Белому морю, утки предпочитают питаться на литорали, где кормовая база доступнее и обильнее, чем в обедненных северных озерах.

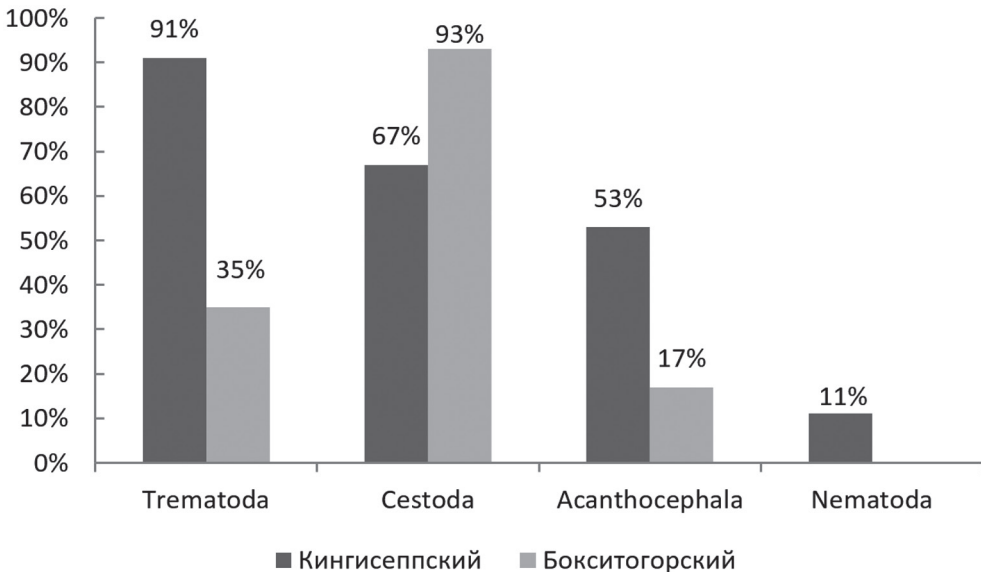


Рисунок 1. Зараженность основными группами гельминтов Кингисеппского и Бокситогорского района.

Figure 1. Infestation of the main helminth groups in Kingisepp and Boksitogorsk Districts.

В целом, можно сказать, что фауна гельминтов утиных Северо-Запада России и фауна стран Европы, расположенных в пределах Восточно-Атлантического миграционного пути (Чехия, Польша, Нидерланды), сходны. Скорее всего, это связано с миграционной активностью утиных и сходством в видовом составе промежуточных хозяев (беспозвоночных и рыб) в водоемах данных регионов. В районах, приближенных к Белому морю, доминируют гельминты, реализующие свои жизненные циклы с участием морских беспозвоночных. Однако большая часть обнаруженных в нашем исследовании гельминтов осуществляют свои жизненные циклы в пресных водоемах. Таким образом, пресноводные речные утки участвуют в трансмиссии не только «пресноводных» гельминтов, но и «морских».

БЛАГОДАРНОСТИ

За предоставленный материал благодарим Г.Л. Атаева, Л.О. Пяйта, О.Е. Белкина, К.В. Авво, Г.С. Слюсарева.

Выражаем благодарность за помощь в обработке материала К.В. Регель – сотруднику лаборатории экологии гельминтов ИБПС ДВО РАН, а также коллективу лаборатории экспериментальной зоологии РГПУ им. А.И. Герцена и коллективу лаборатории по изучению паразитических червей и протистов ЗИН РАН.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 19-0400384) и в рамках темы Государственных заданий № 122031100260-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белякова Ю.В. 1978а. Новые данные по циклу развития *Sphaeriodotrema globulus* Rud., 1819 (Trematoda: Psilostomidae). Жизненные циклы, экология и морфология гельминтов животных Казахстана. Алма-Ата, Наука, 40–47. [Belyakova Y.V. 1978. Novye dannye po cyklu razvitiya *Sphaeriodotrema globulus* Rud., 1819 (Trematoda: Psilostomidae). Zhiznennyye cykly, ecologia i morphologiya gelmintov zhivotnykh Kazakhstana. Alma-Ata, Nauka, 40–47. (in Russian)].
- Белякова Ю.В. 1978б. Жизненный цикл *Psilotrema simillimum* (Muhling, 1898) (Trematoda: Psilostomidae). Паразитология 12 (1): 62–67. [Belyakova Y.V. 1978. The life cycle of *Psilotrema simillimum* (Muhling, 1898) (Trematoda: Psilostomidae). Parazitologiya 12 (1): 62–67. (in Russian)].
- Бондаренко С.К. 2006. Аплопараксиды диких и домашних птиц. Основы цестодологии. Т. 14. /Бондаренко С.К., Контримавичус В.Л.; отв. ред. С.О. Мовсесян. М., Наука, 443 с. [Bondarenko S.K. 2006. Aploparaksidae of wild and domesticated birds. Osnovy cestodologiy. Vol. 14. /Bondarenko S.K., Kontrimavichus V.L. Resp. Ed. S.O. Movsesyan. M., Nauka, 443 pp. (in Russian)].
- Быховская-Павловская И.Е. 1962. Трематоды птиц СССР: эколого-географический обзор. М.-Л., Изд-во АН СССР, 321 с. [Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1962. Trematody ptits SSSR: ekologo-geographicheskii obzor. M.-L., Izd-vo AN SSSR, 321 pp. (in Russian)].
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб: руководство по изучению. Л., Наука, 123 с. [Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1985. Parazity ryb: rukovodstvo po izucheniyu. L., Nauka, 123 pp. (in Russian)].

- Галактионов К.В., Атрашкевич Г.И. 2015. Специфика циркуляции паразитов морских птиц в высокой Арктике на примере паразитарной системы скребня *Polymorphus phippi* (Palaecanthocephala, Polymorphidae). *Паразитология* 49 (6): 393–411. [Galaktionov K.V., Atrashkevich G.I. 2015. Patterns in circulation and transmission of marine bird parasites in high arctic: a case of acanthocephalan *Polymorphus phippi* (Palaecanthocephala, Polymorphidae). *Parazitologiya* 49 (6): 393–411. (in Russian)].
- Доброхотова О.В. 1985. Биоценоотические связи остракод с гименолепидидами водно-болотных птиц в водоемах Казахстана. Гельминты животных в экосистемах Казахстана. Алма-Ата, Наука, 22–45. [Dobrokhotova O.V. 1985. Biocenothicheskie svyazi s hymenolepididami vodno-bolotnykh ptits v vodoemakh Kazakhstana. *Helminty zhiivotnykh v ekosistemakh Kazakhstana*. Alma-Ata, Nauka, 22–45. (in Russian)].
- Догель В.А. 1962. Общая паразитология. Л., ЛГУ, 464 с. [Dogel V.A. 1962. *Obshchaya parazitologiya*. L., LGU, 464 pp. (in Russian)].
- Дубинина М.Н. 1971. Паразитологическое исследование птиц: методы паразитологических исследований. Вып. 4, Л., Наука, 139 с. [Dubinina M.N. 1971. *Parazitologicheskoe issledovanie ptits: metody parazitologicheskikh issledovaniy*. Вып. 4, L., Nauka, 139 pp. (in Russian)].
- Исаков Ю.А. 1953. Птицы Советского Союза. Под ред. Дементьева Г.П., Гладкова Н.А.. Т. 4. М., Советская наука, 362–518. [Isakov Y.A. 1953. *Ptitsy Sovetskogo Soyuza*. Pod red. Dementeva G.P., Gladkova N.A. T. 4. M., Sovetskaya nauka, 362–518. (in Russian)].
- Искова Н.И. 1970. Зависимость трематофауны водно-болотных птиц от питания. *Вестник зоологии* 3: 61–68. [Iskova N.I. 1970. Dependence of trematode fauna of water-bog birds on nutrition. *Vestnik zoologii* 3: 61–68. (in Russian)].
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. История, биология, охрана, Т. 1. Л., ЛГУ, 480 с. [Malchevskiy A.S., Pukinskiy Y.B. 1983. *Ptitsy Leningradskoi oblasti i sopredelnykh territoriy*. Istorija, biologija, okhrana, T. 1. L., LGU, 480 pp. (in Russian)].
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р. 2016. Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные. СПб., «Профессионал», 656 с. [Noskov G.A., Rymkevich T.A., Gaginskaya A.R. 2016. *Migration of birds of Northwest Russia. Non-passerines*. St.Petersburg, «Professional», 656 pp. (in Russian)].
- Сербина Е.А. 2006. Распространение трематод семейства Psilostomatidae Odnher, 1913 в Западной Сибири. *Сибирский экологический журнал* 4: 409–418. [Serbina E.A. 2006. Prevalence of Trematodas Family Psilostomatidae Odnher, 1913 in the South of West Siberia. *Siberian Journal of Ecology* 4 (13): 409–418. (in Russian)].
- Скрябин К.И. 1951. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 5. Schistosomata. М., Изд-во АН СССР, 624 с. [Skryabin K.I. 1951. *Trematodes of animals and man. Fundamentals of Trematodology*. Schistosomata, Vol. 5, M., AN SSSR, 624 pp. (in Russian)].
- Скрябин К.И. 1953. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 8. Notocotylidae. М., АН СССР, 618 с. [Skryabin K.I. 1953. *Trematodes of animals and man. Fundamentals of Trematodology*. Notocotylidae, Vol. 8, M., AN SSSR, 618 pp. (in Russian)].
- Смогоржевская Л.А. 1976. Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины. Киев, Наукова Думка, 416 с. [Smogorzhevskaya L.A. 1976. *Helminty vodoplavayushchikh i bolotnykh ptits fauny Ukrainy*. Kiev, Naukova dumka, 416 pp. (in Russian)].
- Спасская Л.П. 1966. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М., Наука, 698 с. [Spasskaya L.P. 1966. *Cestody ptits SSSR*. Hymenolepididy. M., Nauka, 698 pp. (in Russian)].

- Судариков В.Е. 1984. Трематоды фауны СССР. Стригенды. М., Наука, 168 с. [Sudarikov V.E. 1984. Trematody fauny SSSR. Strigeidy. M., Nauka, 168 pp. (in Russian)]
- Толкачева Л.М. 1991. Цестоды фауны СССР: Род *Diorchis*. М., Наука, 181. [Tolkacheva L.M. 1991. Cestody fauny SSSR. Rod *Diorchis*. M., Nauka, 181 pp. (in Russian)].
- Фролова Е.Н. 1975. Личинки трематод в моллюсках озер Южной Карелии. Л.: Наука, 182 с. [Frolova E.N. 1975. Lichinki trematode v molluskakh ozer Yuzhnoi Karelii. L., Nauka, 182 pp. (in Russian)].
- Хохлова И.Г. 1986. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. М., Наука, 277. [Hohlova I.G. 1986. Akantosephaly nazemnykh pozvonochnykh fauny SSSR. M., Nauka, 277 pp. (in Russian)].
- Шедько М.Б. 2001. Распространение метациеркарий трематод семейства Diplostomidae (in Russian) в пресноводных экосистемах Приморья. Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1: 96–104. [Schedko M.B. 2001. Rasprostranenie metacerkarii trematod semeistva Diplostomidae v presnovodnykh ekosistemakh Primorya. Chtenia pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova. Vyp. 1: 96–104 (in Russian)].
- Яковлева Г.А., Лебедева Д.И., Иешко Е.П. 2012. Фауна трематод водоплавающих птиц Карелии. Паразитология 46 (2): 98–110. [Yakovleva G.A., Lebedeva D.I., Ieshko E.P. 2012. Trematodes fauna of waterfowl birds in Karelia. Parazitologiya 46 (2): 98–110. (in Russian)].
- Яковлева Г.А., Лебедева Д.И., Иешко Е.П. 2018. Акантоцефалы – паразиты кряквы (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758) акватории Ладожского озера. Вестник охотоведения 15 (4): 335–338. [Yakovleva G.A., Lebedeva D.I., Ieshko E.P. 2018. Acantosephala of mallard (*Anas platyrhynchos* L.) from of the lake Ladoga region. Vestnik okhotovedeniya 15 (4): 335–338. (in Russian)].
- Andrew S., Bell L., Sommerville L., Gibson D. 2002. Multivariate analyses of morphometrical features from *Apatemon gracilis* (Rudolphi, 1819) Szidat, 1928 and *A. annuligerum* (v. Nordmann, 1832) (Digenea: Strigeidae) metacercariae. Systematic Parasitology 51: 121–133. <https://doi.org/10.1023/a:1014023101427>
- Bekanova A., Smagulova A., Katokhin A., Borovikov S., Kiyan V. 2020. Molecular differential diagnosis between *Opisthorchis felineus* and *Metorchis bilis*. Advances in animal and veterinary sciences 8(3): 27–32. doi.org/10.17582/journal.aavs/2020/8.s3.27.32
- Birova V., Spakulova M., Macko J.K. 1990. Seasonal dynamics of the invasive cycle of nematodes and acanthocephalans in the wild (*Anas platyrhynchos* L.) and domestic duck (*Anas platyrhynchos* f. dom.). Helminthologia 27: 291–301.
- Campbell R.A. 1973. Studies on the biology of the life cycle of *Cotylurus flabelliformis* (Trematoda: Strigeidae). Transactions of the American Microscopical Society 92 (4): 629–640.
- Cort W.W., Brackett S., Olivier L., Nolf L.O. 1945. Influence of Larval Trematode Infections in snails on their second intermediate host relations to the strigeid trematode, *Cotylurus flabelliformis* (Faust, 1917). The Journal of Parasitology 31 (1): 61–78.
- Davidson N.C., Stroud D.A. 2001. Waterbird Flyways and History of International Cooperation for Waterbird Conservation. An Atlas of Wader Populations in Africa and Western Eurasia. Delany S., Scott D. doi.org/10.1007/978-94-007-6172-8_104-1
- Faltynkova A., Nasincova V., Kablaskova L. 2008. Larval trematodes (Digenea) of planorbid snails (Gastropoda: Pulmonata) in Central Europe: a survey of species and key to their identification. Systematic Parasitology 69 (3): 155–178. doi.org/10.1007/s11230-007-9127-1
- Galaktionov K.V., Malkova I.I. 1993. Development of the alimentary tract during morphogenesis of the metacercariae of *Levinseniella brachysoma*. Journal of Helminthology 67: 87–94. doi.org/10.1017/S0022149X00012943

- Galaktionov K.V., Nikolaev K.E., Aristov D.A., Levakin I.A., Kozminsky E.V. 2019. Parasites on the edge: patterns of trematode transmission in the Arctic intertidal at the Pechora Sea (South-Eastern Barents Sea). *Polar Biology* 42: 1719–1737. doi.org/ 10.1007/s00300-018-2413-3
- Georgieva S., Faltynkova A., Brown R., Blasco-Costa I., Soldanova M., Sitko J., Scholz T., Kostadinova A. 2014. *Echinostoma 'revolutum'* (Digenea: Echinostomatidae) species complex revisited: species delimitation based on novel molecular and morphological data gathered in Europe. *Parasites & Vectors* 7 (1): 520 2-18. doi.org/ 10.1186/PREACCEPT-1112350941442199
- Gonchar A., Galaktionov K.V. 2015. Substratum preferences in two notocotylid (Digenea, Notocotylidae) cercariae from *Hydrobia ventrosa* at the White Sea. *Journal of Sea Research*. doi.org/ 10.1016/j.seares.2015.07.006
- Heneberg P., Sitko J., Tesinskaya M., Rząd I., Bizosa J. 2018. Central European Strigeidae Railliet, 1919 (Trematoda: Strigeidida): Molecular and comparative morphological analysis suggests the reclassification of *Parastrigea robusta* Szidat, 1928 into *Strigea* Abildgaard, 1790. *Parasitology International* 67 (6): 688–701. doi.org/10.1016/j.parint.2018.07.003
- Kanev I. 1994. Life-cycle, delimitation and redescription of *Echinostoma revolutum* (Froelich, 1802) (Trematoda: Echinostomatidae). *Systematic Parasitology* 28: 125–144.
- Kavetska K., Rząd I., Sitko J. 2008. Taxonomic structure of Digenea in wild ducks (Anatinae) from West Pomerania. *Wiadomości Parazytologiczne* 54 (2): 131–136.
- Key to trematodes reported in waterfowl. 1981. M. McDonald. University of California Libraries. 168 pp.
- Keys to the Trematoda. 2002. Gibson D.I., Jones A., Bray R.A. Vol. 1. 544 pp.
- Lapage G. 1961. A list of the parasitic Protozoa, Helminths and Arthropoda recorded from species of the Family Anatidae (Ducks, Geese and Swans). *Parasitology* 51 (1-2): 1-109. doi.org/10.1017/s0031182000068517
- Lebedeva D.I., Yakovleva G.A., Ieshko E.P. 2015. Nematodes in the mallard (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758) and the common goldeneye (*Bucephala clangula* Linnaeus, 1758) (Anatidae) from Northern Europe. *Parasitology Research* 114: 3935–3937. doi.org/ 10.1007/s00436-015-4697-3
- Lebedeva D.I., Yakovleva G.A., Ieshko E.P. 2017. Nematodes of the Eurasian wigeon (*Anas penelope*) and the common teal (*A. crecca*) in northwestern Russia. *Паразитология* 51 (3): 206–212.
- Pyrka E., Kanarek G., Zaleśny G., Hildebrand J. 2021. Leeches as the intermediate host for strigeid trematodes: genetic diversity and taxonomy of the genera *Australapatemon* Sudarikov, 1959 and *Cotylurus* Szidat, 1928. *Parasites & Vectors* 14 (44): 1–17. doi.org/ 10.1186/s13071-020-04538-9
- Ryss A.Y. 2017. A Simple Express Technique to Process Nematodes for Collection Slide Mounts. *Journal of Nematology* 49 (1): 27–32. doi.org/ 10.21307/jofnem-2017-043
- Selbach C., Soldanova M., Georgieva S., Kostadinova A., Sures B. 2015. Integrative taxonomic approach to the cryptic diversity of *Diplostomum* spp. in lymnaeid snails from Europe with a focus on the '*Diplostomum mergi*' species complex. *Parasites & Vectors* 8: 300. doi.org/ 10.1186/s13071-015-0904-4
- Sitko J., Bizos J., Sherrard-Smith E., David W., Stanton G., Komorova P., Heneberg P. 2016. Integrative taxonomy of European parasitic flatworms of the genus *Metorchis* Looss, 1899 (Trematoda: Opisthorchiidae). *Parasitology International* 65 (3): 258–267. doi.org/ 10.1016/j.parint.2016.01.011
- Syrota Y.Y., Greben O.B., Poluda A.M., Maleha O.M., Lisitsyna O.I., Korniyushin V.V. 2018. Helminths of the Mallard, *Anas platyrhynchos* (Aves Anatidae), in Ukraine: Analysis of the Diversity in Mixed Forest Zone and the Black Sea Region. *Vestnik Zoologii* 52 (4): 267–278. doi.org/ 10.2478/vzoo-2018-0028

- Toledo R., Muñoz-Antoli C., Esteban J-G. 1999. Metacercarial encystment of *Hypoderaeum conoideum* (Bloch, 1782) (Trematoda: Echinostomatidae) in several freshwater gastropod species. *Folia Parasitologica* 73: 157–158.
- Zbikowska E. 2001. Bird schistosomes in *Lymnaea stagnalis* (L.) and *Planorbarius corneus* (L.) from selected lakes in Poland. *Helminthologia* 38: 244.

DUCK HELMINTS OF THE NORTHWESTERN RUSSIA AND ESTONIA

A. A. Vinogradova, V. Skvortsov

Keywords: Anatinae, Trematoda, Cestoda, Acanthocephala, Nematoda

SUMMARY

The helminth fauna of dabbling and diving ducks (Anatinae) was studied in the territory of Northwestern Russia (Leningrad, Kaliningrad, and Pskov Provinces; Loukhi District of Karelia) and Estonia (Kallaste). In total, 43 helminth species belonging to Trematoda, Cestoda, Acanthocephala, and Nematoda were found. The revealed differences in the species composition of duck helminths in different regions and different seasons are explained mainly by differences in the availability of trophic objects – invertebrates and fish, which serve as intermediate hosts for helminths. Most of the helminths recorded in ducks by their life cycles are associated with fresh waters. Only in the White Sea coast the helminth fauna of the mallard duck consists exclusively of "marine" species that can be explained by feeding on the intertidal zone.

УДК [591.69-9+591.531.213]:639.1.081.12

К ВОПРОСУ О ПОТЕРЕ ЭКТОПАРАЗИТОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПРИ ОТЛОВЕ ЛОВУШКАМИ ГЕРО

© 2022 г. Н. А. Кочерова ^а, Л. А. Беспятова ^а, С. В. Бугмырин ^{а,*}

^а Институт биологии КарНЦ РАН,
Пушкинская ул., д. 11, Петрозаводск, 185910 Россия

* e-mail: sbugmyr@mail.ru

Поступила в редакцию 11.02.2022 г.

После доработки 08.03.2022 г.

Принята к публикации 11.03.2022 г.

Для разных систематических групп эктопаразитов проведена сравнительная оценка времени покидания мелких млекопитающих при их отлове в стандартные ловушки типа Геро. Ловушки, установленные в линию, были оборудованы датчиками для автоматической регистрации времени поимки животного. В целом, наши результаты подтверждают основное правило о том, что эктопаразиты со временем покидают тело погибшего хозяина. Наиболее существенное и быстрое снижение зараженности животного после гибели отмечено для *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930. Блохи и паразитические гамазовые клещи покидают хозяина после его гибели в первые 2–4 ч, вши – через 9–13 ч. Для *I. (Exopalpigera) trianguliceps* Birula, 1895 не показано существенного снижения численности в течение длительного времени.

Ключевые слова: время поимки, блохи, вши, гамазовые клещи, иксодовые клещи, *Ixodes persulcatus*, *Ixodes trianguliceps*

DOI: 10.31857/S003118472202003X, **EDN:** FFBHYC

Мелкие млекопитающие являются резервуарными хозяевами многих опасных для человека и животных природно-очаговых инфекций, поддержание и распространение которых, в первую очередь, обеспечивается массовым паразитированием различных видов эктопаразитов.

При изучении биологии мелких млекопитающих традиционно широко используется метод отловов животных ловушками Геро (Карасева, Телицына, 1996; Шефтель, 2018). Этот метод прост и универсален, его можно применять для решения широко-

го круга задач, в том числе для изучения таксономического состава и численности паразитов этих млекопитающих. Одним из недостатков метода является сложность отслеживания времени поимки животного. Эктопаразиты после гибели хозяина покидают его, а отсутствие сведений о длительности пребывания животных в ловушке затрудняет интерпретацию результатов по их зараженности, в том числе и видами, имеющими важное эпидемиологическое значение, например, иксодовыми клещами.

Личинкам и нимфам иксодовых клещей посвящено основное число работ, оценивающих их потерю после гибели хозяина (Наумов, 1958; Шилова и др., 1958; Колонин и др., 1977; De Pelsmaeker et al., 2020). Исследований, касающихся паразитов других систематических групп, немного (Борисова и др., 1982; Ельшин, 1992). Основные подходы к решению этого вопроса базируются как на результатах непосредственных наблюдений за сползанием клещей (Наумов, 1958), так и на сравнении степени зараженности животных, добытых разными методами отлова (Колонин и др., 1977). Главным образом, полученные результаты свидетельствуют о покидании эктопаразитами тела погибшего животного хозяина спустя какой-то промежуток времени. Вместе с тем, в некоторых работах при сравнении мелких млекопитающих, добытых живоловками и ловушками Геро, не наблюдали различия в их зараженности иксодовыми клещами (Шилова и др., 1958; De Pelsmaeker et al., 2020).

Целью нашего исследования была сравнительная оценка времени покидания у разных систематических групп эктопаразитов мелких млекопитающих при их отлове в стандартные ловушки типа Геро. Основное внимание было уделено двум видам иксодовых клещей – *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 и *I. (Exopalpiger) trianguliceps* Birula, 1895, имеющим важное эпидемиологическое значение и преобладающим по численности в сборах эктопаразитов в данном районе. В основу анализа положены данные, полученные с помощью линии ловушек с автоматической регистрацией времени поимки животного.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по паразитам мелких млекопитающих был собран в период с 2013 по 2021 гг. в районе Гомсельского научного стационара ИБ КарНЦ РАН (62.068° с. ш., 33.961° в. д.). Район исследования расположен в 60 км севернее г. Петрозаводск на границе Южного и Среднекарельского зоогеографических подрайонов. Отловы мелких млекопитающих производились в разнотипных биотопах с помощью ловушко-линий. Давилки Геро выставляли по 25–50 штук на расстояние 3–5 м друг от друга на несколько суток. Линии проверяли один раз (обычно в 8 утра) или два раза (около 8 и 18 ч) в сутки. Погибших животных помещали в отдельные мешочки. Осмотр зверьков, сбор и определение эктопаразитов проведены по общепринятым методикам (Брегетова, 1956; Высоцкая, Кирьянова, 1970; Беспятова, Бугмырин, 2012).

Для определения точного времени гибели животного была использована линия ловушек с автоматической регистрацией времени срабатывания (Яковлев и др., 2020; Бугмырин и др., 2021). Устройство разработано для широко распространенных и недорогих ловушек Геро, где фиксация и запоминание времени поимки животных на всех ловушках линии осуществляется с использованием стандартного микроконтроллера. В исходном заряженном состоянии ловушки Геро цепь замкнута. При срабатывании ловушки происходит размыкание цепи, что фиксируется микроконтроллером и сохраняется на карту памяти с указанием номера ловушки и времени ее срабатывания. Линия из 14 ловушек с регистрацией времени поимки была выставлена в осиново-березовом травяном приручейном лесу. Описание данного биотопа приводилось ранее (Беспятова и др., 2019). Линия работала в 2013–2021 гг. в июне, июле и августе по 3–4 сут в течение одного учета; отработано около 1000 ловушко-суток. Всего в экспериментальную линию было поймано 84 особи мелких млекопитающих: *Neomys fodiens* – 1, *Sorex araneus* – 28, *S. minutus* – 1, *S. isodon* – 4, *Myodes glareolus* – 46, *Microtus agrestis* – 4 экз.

Сравнительную оценку вклада различных факторов (длительность нахождения животного в ловушке, сезон, год, вид, пол и возраст хозяина) на численность эктопаразитов проводили с помощью многофакторного дисперсионного анализа. Сила влияния (%) оценена как отношение факториальной суммы квадратов к общей сумме квадратов.

Для определения периода покидания паразитами животного после его гибели использовали метод моделирования «точки изменения» (the change point analysis), который был разработан для обнаружения разрывов в многомерных геохимических данных в скважине или образце керна (Gallagher et al., 2011). Положение «точки» было оценено методом Монте-Карло с Марковскими цепями, количество интераций составляло 100000. Максимальное количество точек изменения выбрано 10 по умолчанию. Все вычисления и построение графиков реализованы в программе PAST v4.05 (Hammer et al., 2001).

Для остальных животных, отловленных на других линиях, по внешним признакам давали субъективную оценку длительности их пребывания в ловушке – давно (например, были частично поедены другими животными) и недавно (например, зверек был живым или снят при вечерней проверке линий) попавшиеся. Соответствующую информацию регистрировали в журнале. Всего было обследовано 931 экз. мелких млекопитающих двух отрядов: Eulipotyphla – обыкновенная кутора (*Neomys fodiens*) 3 экз., обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*) 416, малая бурозубка (*S. minutus*) 28, равнозубая бурозубка (*S. isodon*) 12, средняя бурозубка (*S. caecutiens*) 6 экз. и Rodentia – рыжая полевка (*Myodes glareolus*) 443 экз., пашенная полевка (*Microtus agrestis*) 18, лесная мышовка (*Sicista betulina*) 4 экз. Все животные были разнесены по группам, для которых рассчитывали показатели относительной численности эктопаразитов: встречаемость (ИБ), индекс обилия (ИО) и их доверительные интервалы. Расчеты индексов и оценка значимости их различий (Fisher's Exact Test для ИБ и bootstrap ANOVA для ИО) выполнены в программе Quantitative Parasitology (Reiczigel et al., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Численность эктопаразитов на мелких млекопитающих, оцененных по внешним признакам как «давно» или «недавно» попавшиеся

Все животные по внешним признакам были условно разделены на три группы: недавно попались (или живые), давно попались и остальные (табл. 1). Межгрупповые различия встречаемости и/или индекса обилия были получены для блох и иксодовых клещей ($p \leq 0.05$). Ожидаемо, что эти различия определяются более низкими показателями заражения у группы давно попавшихся животных. Для личинок и нимф двух видов клещей *Ixodes trianguliceps* и *I. persulcatus* рассчитаны ИВ и ИО. Значимые групповые различия ($p \leq 0.05$) были получены для *I. trianguliceps* (табл. 1).

Численность эктопаразитов на мелких млекопитающих, отловленных ловушками с регистраторами точного времени поимки животного

По данным, обобщенным за весь период работы линии, наибольшее число мелких млекопитающих было поймано в интервале с 22.00 до 03.00 (рис. 1). Сравнение данных по численности эктопаразитов у двух групп мелких млекопитающих, различающихся по длительности пребывания в ловушке (до 8 ч и более 11 ч после поимки), не выявило существенных различий в их зараженности (табл. 2).

По результатам дисперсионного анализа сила влияния фактора времени – длительности пребывания животного в ловушке – на численность паразитов варьировала от 9 (вши) до 24% (гамазовые и иксодовые клещи) (рис. 2).

По результатам моделирования «точки изменения» наиболее существенное снижение зараженности в первые часы после гибели животного отмечено для *I. persulcatus* (рис. 3А, 3В). Для блох также характерно покидание хозяина после его поимки в течение первых часов. Численность вшей заметно снижается через 9–13 ч после гибели животного. Для гамазовых клещей отмечены две «точки перехода»: первая (через 2 ч) определяется снижением численности, вторая (через 18–21 ч) – увеличением численности (рис. 3). Для *I. trianguliceps* не наблюдается существенных отклонений от средней численности в течение длительного времени пребывания хозяев в ловушке.

ОБСУЖДЕНИЕ

Численность паразитов – величина стохастическая, вместе с тем эта стохастичность во многом является результатом воздействия комплекса факторов, например условий биотопа, сезона года, характеристик хозяина (вид, пол, возраст) и др. Фактор времени, в сравнении с вышеперечисленными, вносит существенный вклад в наблюдаемые вариации численности эктопаразитов (рис. 2). В большей мере это относится к блохам, иксодовым и гамазовым клещам.

Таблица 1. Численность эктопаразитов на мелких млекопитающих в зависимости от длительности их пребывания в ловушках (субъективная оценка состояния животного по внешним признакам)

Table 1. Infestation of small mammals differing in the duration of staying in traps (evaluation of animals by external signs)

Систематическая группа паразитов	Недавно попались (32)		Давно попались (80)		Остальные (819)	
	ИВ, %	ИО	ИВ, %	ИО	ИВ, %	ИО
Вши	12.5 [3.5–29]	1.2 [0.1–5.1]	13.8 [7.1–23.3]	0.4 [0.2–0.8]	17.7 [15.1–20.5]	0.9 [0.7–1.1]
Блохи	37.5 [21.1–56.3]	1.1 [0.6–1.9]	17.5 [9.9–27.6]	0.3 [0.1–0.5]	38.6* [35.2–42]	1 [0.9–1.2]
Гамазовые клещи	40.6 [23.7–59.4]	0.9 [0.5–1.4]	37.5 [26.9–49]	1.0 [0.6–2.0]	42.6 [39.2–46.1]	1.1 [0.9–1.3]
Иксодовые клещи	40.6 [23.7–59.4]	4.4 [1.9–8.5]	22.5 [13.9–33.2]	2.3 [1.4–4.4]	37.6* [34.3–41]	1.3* [1.1–1.6]
<i>I. persulcatus</i>	15.6 [5.3–32.8]	2.8 [0.7–7]	15 [8–24.7]	0.4 [0.2–1.0]	19.7 [17–22.5]	0.7 [0.6–1]
личинки	15.6 [0.5–32.8]	2.5 [0.5–6.8]	12.5 [6.2–21.8]	0.4 [0.2–1.0]	15.8 [13.3–18.4]	0.6 [0.5–0.8]
нимфы	9.4 [0.2–25]	0.3 [0.03–1]	2.5 [0.3–8.7]	0.03 [0–0.06]	8.1 [6.3–10.1]	0.15 [0.11–0.21]
<i>I. trianguliceps</i>	37.5 [21.1–56.3]	1.6 [0.7–4.3]	7.5 [2.8–5.6]	0.09 [0.03–0.2]	25.5* [22.6–28.7]	0.6 [0.5–0.7]
личинки	18.8 [7.2–36.4]	0.8 [0.1–3.5]	2.5 [0.3–8.7]	0.03 [0–0.06]	17* [14.5–19.7]	0.4* [0.3–0.5]
нимфы	28.1 [13.7–46.7]	0.7 [0.3–1.5]	3.8 [0.8–10.6]	0.05 [0–0.13]	11* [8.9–13.3]	0.2 [0.13–0.22]

Примечания. В круглых скобках – число исследованных особей. Для каждого таксона приведены значения индекса встречаемости (ИВ), индекса обилия (ИО) и их доверительные интервалы (в квадратных скобках); * – Значимые ($p < 0.05$) межгрупповые различия ИВ и ИО.

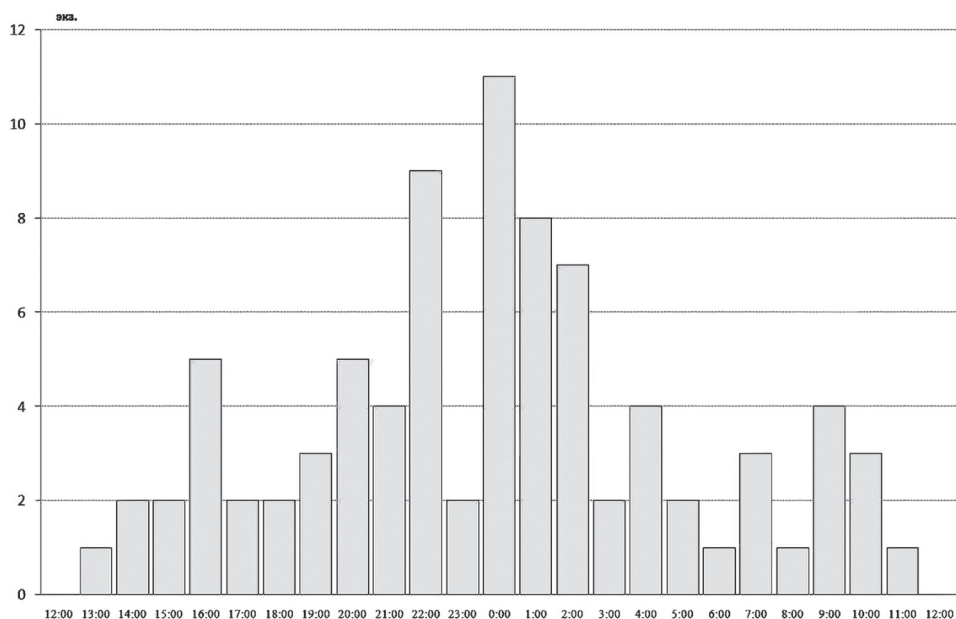


Рисунок 1. Распределение числа поимок мелких млекопитающих в течение суток (обобщенные данные).

Figure 1. Distribution of small mammal captures during the day (generalized data).

Таблица 2. Численность эктопаразитов на мелких млекопитающих, в зависимости от длительности их пребывания в ловушках

Table 2. Infestation of small mammals differing in the duration of staying in traps

Систематическая группа паразитов	Время нахождения животного в ловушке			
	от 0 до 8 ч (39)		от 11 до 23 ч (35)	
	ИВ, %	ИО	ИВ, %	ИО
Блохи	46.2 [30.1–62.8]	1.0 [0.6–1.6]	37.1 [20.2–59.4]	0.9 [0.5–1.7]
Вши	28.2 [15–44.9]	2.3 [1.1–5.5]	20 [8.4–36.9]	0.5 [0.1–1.8]
Гамазовые клещи	56.4 [39.6–72.2]	1.2 [0.7–1.9]	42.9 [26.3–60.6]	1.2 [0.7–2.1]
Иксодовые клещи	48.7 [32.4–65.2]	1.9 [1.1–3]	54.3 [36.6–71.2]	1.8 [1–3.3]
<i>I. trianguliceps</i>	35.9 [21.9–52.6]	0.95 [0.5–1.5]	28.6 [14.6–46.3]	1.2 [0.4–2.8]
<i>I. persulcatus</i>	23.1 [11.1–39.3]	0.9 [0.4–2.5]	31.4 [16.9–49.3]	0.5 [0.3–0.9]

Обозначения см. табл. 1.

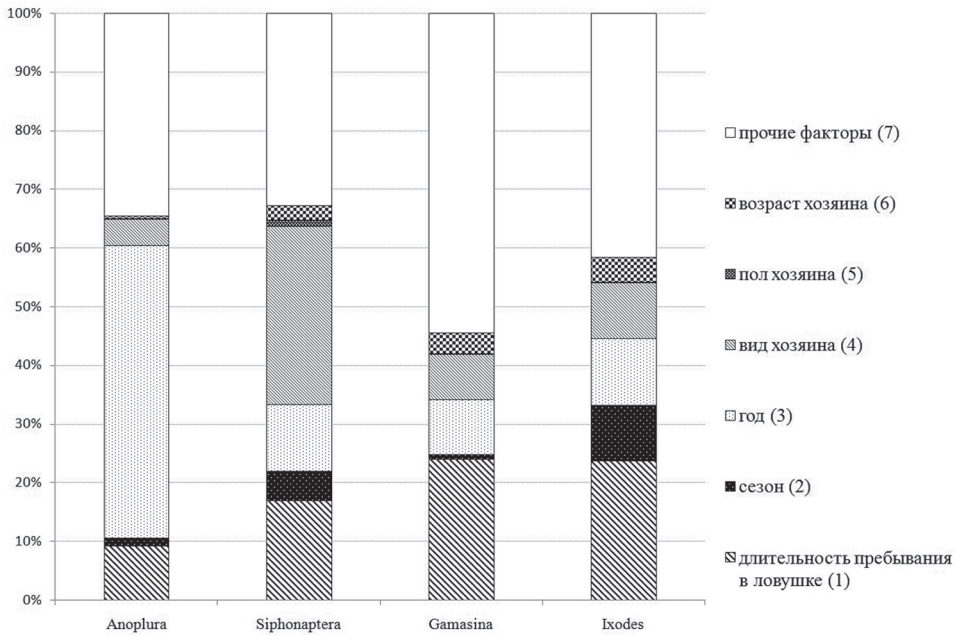


Рисунок 2. Относительный вклад различных факторов в наблюдаемые вариации численности основных систематических групп эктопаразитов мелких млекопитающих.

Figure 2. Relative contribution of various factors to the observed variations in the counts of ectoparasites on small mammals:

1 – time after being caught in a snap trap, 2 – season, 3 – year, 4 – host species, 5 – host sex, 6 – host age, 7 – residual.

В нашем исследовании с помощью метода оценки резких изменений (Gallagher et al., 2011) мы попытались определить время, после которого наблюдается наиболее существенное снижения числа эктопаразитов различных систематических групп.

Значительное снижение численности отмечено для *Ixodes persulcatus* с наибольшей вероятностью в первые часы после гибели животного (рис. 3). Полученные результаты согласуются с данными прямых полевых наблюдений, где было показано, что около 40% личинок *I. persulcatus* покидают труп прокормителя в течение первых трех часов после поимки (Наумов, 1958). По результатам лабораторных опытов сход с хозяина питающихся личинок *I. persulcatus* начинали регистрировать через три часа после его гибели, и на следующий день эксперимента прикрепившиеся личинки отсутствовали (Nakao, Sato, 1996).

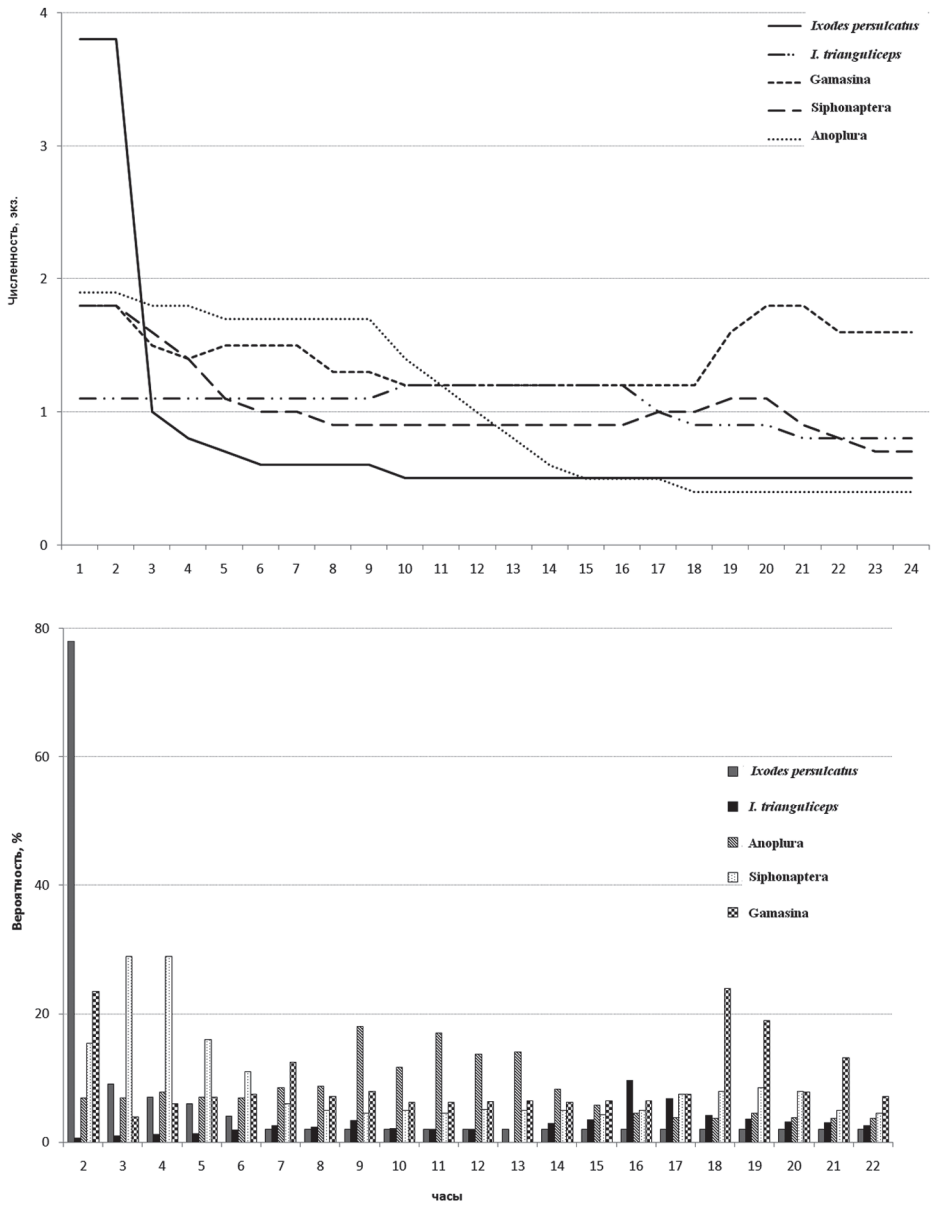


Рисунок 3. Изменение численности эктопаразитов мелких млекопитающих в течение времени после поимки в ловушки: *A* – изменение численности эктопаразитов разных систематических групп в течение времени после гибели животного, *B* – вероятность наступления события (точки перехода) – существенного изменения численности в течение времени для тех же групп эктопаразитов.

Figure 3. Changes in the number of ectoparasites of small mammals over time after being caught in a snap trap (the change point analysis): *A* – changes in the abundance of ectoparasites of different taxonomic groups over time after the host's death, *B* – probability of a tangible change in abundance over time for the same groups of ectoparasites.

Для другого вида иксодовых клещей – специфичного паразита мелких млекопитающих *I. trianguliceps* – мы не получили резкого снижения численности в течение длительного времени после гибели хозяина (рис. 3), хотя данные по давно и недавно попавшимся животным показывают значительные различия в их зараженности (табл. 1). По-видимому, покидание *I. trianguliceps* животного растянуто во времени и не имеет столь резкого характера как у *I. persulcatus*.

Гамазовые клещи, собранные с мелких млекопитающих в районе исследования, имеют в своем составе паразитов (облигатных и факультативных), а также хищников и схизофагов (Bespyatova, Bugmyrin, 2006). При длительном нахождении животных в ловушке происходит постепенное снижение численности паразитических и значительное возрастание свободноживущих видов. Этим можно объяснить некоторое увеличение зараженности мелких млекопитающих гамазовыми клещами, которое наблюдается, по нашим данным, спустя 18 ч после поимки животного (рис. 3).

Блохи – одни из самых активных эктопаразитов, поэтому было ожидаемо, что со временем происходит снижение их численности (табл. 1). По нашим данным, наиболее существенное падение численности блох у мелких млекопитающих происходит в течение первых 4 ч после отлова (рис. 3). Ранее было показано (Борисова и др., 1982), что у разных видов блох тенденции к схождению с трупа зверька выражены по-разному (что справедливо и для паразитов других систематических групп). Так, блохи *Megabothris* (*Gebiella*) *rectangulatus* (Wahlgren, 1903) начинают покидать животное через 10 мин после его гибели и через 12 ч полностью уходят в подстилку, за тот же период времени только около 40% *Amalareus peniciliger* (Grube, 1851) покидают своих хозяев (Борисова и др., 1982). Вши – постоянные безотрывные эктопаразиты-гематофаги млекопитающих (Балашов, 2009). Относительный вклад фактора времени в наблюдаемые вариации численности у вшей ниже по сравнению с аналогичным показателем у других групп эктопаразитов мелких млекопитающих (рис. 2). Вши начинают покидать тело хозяина в среднем через 9 ч после поимки животного (рис. 3).

Основным фактором, определяющим начало схода эктопаразитов с прокормителя, является понижение температуры тела хозяина. Скорость этого понижения зависит как от размера самого животного, так и от температуры окружающей среды. Следовательно, в разные сезоны проведения исследования темпы снижения числа эктопаразитов при длительном нахождении животного в ловушке могут различаться. Ранее было отмечено, что потери иксодовых клещей увеличивались с мая по август, что объяснялось ростом среднесуточной температуры окружающей среды (Колонин и др., 1977).

В целом, наши результаты подтверждают основное правило о том, что эктопаразиты со временем покидают тело погибшего хозяина. Часто при первичном осмотре животного мы можем сделать заключение о длительности его пребывания в ловушке. Сравнительный анализ наших данных показывает, что группа животных, которых мы отнесли к категории «давно попавшиеся», имеет более низкие показатели зараженности эктопаразитами (табл. 1). С другой стороны, если доля этих животных в общей выборке низкая (в нашем случае около 10%), то ошибка, связанная с недоучетом паразитов, не должна быть высокой.

Суточная активность мелких млекопитающих в районе исследования приходится на вечерне-ночной период (с 22:00 до 03:00) вследствие чего значительное число отловленных животных находилось в ловушках по 5–8 ч до паразитологического обследования. Соответственно данные по относительной численности эктопаразитов будут занижены и в первую очередь за счет личинок и нимф *I. persulcatus*. Использование вместо ловушек Геро живоловок не будет в полной мере компенсировать потерю иксодовых клещей (Шилова и др., 1958; De Pelsmaecker et al., 2020). Более частая проверка линии (в том числе и ночная) позволит снизить потери эктопаразитов, но потребует значительных усилий и, главное, регулярности (повторяемости) для корректного сопоставления данных, например разных биотопов или периодов. При географической (биотопической) характеристике или многолетнем мониторинге видового состава и численности паразитов мелких млекопитающих можно игнорировать фактор длительности пребывания животного в ловушке, если, стандартизировать метод отлова и кратность сбора материала. Вместе с тем, потери эктопаразитов следует учитывать при построении прогностических моделей, в которых зараженность мелких млекопитающих – важная составляющая расчетов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.В. Яковлеву (КарНЦ РАН, Петрозаводск) за техническое сопровождение проводимых научных исследований. Мы признательны рецензентам за полезные комментарии к рукописи статьи.

Финансовое обеспечение осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0005, № г. р. 122032100130-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб., Наука, 357 с. [Balashov Yu.S. 2009. Acari and insect parasitism on terrestrial vertebrates. St. Petersburg, Nauka, 357 pp. (in Russian)].
- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В. 2012. Иксодовые клещи Карелии (распространение, экология, клещевые инфекции). Петрозаводск, Карельский научный центр РАН, 100 с. [Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V. 2012. Ixodid ticks of Karelia (expantion, ecology, the main tick-borne infect). Petrozavodsk, Karelian Research Centre of RAS, 100 pp. (in Russian)].
- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В., Кутенков С.А., Никонорова И.А. 2019. Численность иксодовых клещей (Acari: Ixodidae) на мелких млекопитающих в лесных биотопах среднетаежной подзоны Карелии. Паразитология 53 (6): 463–473. [Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V., Kutenkov S.A., Nikonorova I.A. 2019. The abundance ixodid ticks (Acari: Ixodidae) on small mammals in forest biotopes of the middle taiga subzone of Karelia. Parazitologiya 53 (6): 463–473. (in Russian)].
- Борисова В.И., Назарова И.В., Орехов Е.М. 1982. Значение техники отлова грызунов при количественном изучении эктопаразитов и нидиколов. В сб.: Петров В.С. (ред.) Наземные и водные экосистемы: Сборник научных трудов. Горький, Изд-во ГГУ, 112–117. [Borisova V.I., Nazarova I.V., Orekhov E.M. 1982. Znachenie tekhniki otlova gryzunov pri kolichestvennom izuchenii ektoparazitov i nidikolov. In: Petrov V.S. (eds). Nazemnye i vodnye ekosistemy: Sbornik nauchnyh trudov. Gor'kij, Izdatelstvo GGU, 112–117. (in Russian)].
- Брегетова Н.Г. 1956. Гамазовые клещи (Gamasoidea). Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Вып. 61. М.-Л., АН СССР, 246 с. [Bregetova N.G. 1956. Gamazovyye kleshchi (Gamasoidea). Opredeliteli po faune SSSR, izdavayemyye Zoologicheskim institutom AN SSSR, Vol. 61, M.-L., AS USSR, 246 pp. (in Russian)].
- Бугмырин С.В., Яковлев В.В., Беспятова Л.А. 2021. Линия ловушек для отлова мелких млекопитающих с регистрацией времени срабатывания. Труды КарНЦ РАН. Экспериментальная биология (3): 103–108. [Bugmyrin S.V., Yakovlev V.V., Bespyatova L.A. 2021. Small mammal trap line with capture time logging. Transactions of KarRC RAS (3): 103–108. (in Russian)]. <http://dx.doi.org/10.17076/eb1368>
- Высоцкая С.О., Кирьянова А.Н. 1970. Методы сбора и изучения блох и их личинок. Л. Наука, 83 с. [Vysockaya S.O., Kir'yanova A.N. 1970. Metody sbora i izucheniya bloh i ih lichenok. L., Nauka, 83 pp. (in Russian)].
- Ельшин С.В. 1992. Зависимость количественных показателей зараженности грызунов Ямала эктопаразитами от метода отлова. Паразитология 26 (4): 338–340. [Elshin S.V. 1992. The dependence of the quantitative indices of the infection of rodents from Yamal with ectoparasites on the method of catching. Parazitologiya 26 (4): 338–340. (in Russian)].
- Карасева Е.В., Телицына А.В. 1996. Методы изучения грызунов в полевых условиях: Учеты численности и мечения. М., Наука, 227 с. [Karaseva E.V., Telitsyna A.Yu. 1996. The methods of studying rodents in the wild nature. M., Nauka, 227 pp. (in Russian)].

- Колонин Г.В., Матюшина О.А., Болотин Е.И., Петрова Н.К. 1977. К оценке численности иксодовых клещей, паразитирующих на мелких млекопитающих. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 46 (5): 569–571. [Kolonin G.V., Matyushina O.A., Bolotin E.I., Petrova N.K. 1977. On estimation of the abundance of ixodid ticks parasitizing small mammals. Meditsinskaya Parazitologiya i Parazitarnye Bolezni 46 (5): 569–571. (in Russian)].
- Наумов Р.Л. 1958. О сползании клещей с грызунов. Зоологический журнал 37 (7): 1100–1101. [Naumov R.L. 1958. On the slipping down of ticks from the rodents those latter being caught in killing traps. Zoologicheskij zhurnal 37 (7): 1100–1101. (in Russian)].
- Шефтель Б.И. 2018. Методы учета численности мелких млекопитающих. Russian Journal of Ecosystem Ecology 3 (3): 1–21. [Sheftel B.I. 2018. Methods for estimating the abundance of small mammals. Russian Journal of Ecosystem Ecology 3 (3): 1–21. (in Russian)]. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-3-4>
- Шилова С.А., Троицкий Б.Б., Мальков Г.Б., Белькович В.М. 1958. Значение подвижности лесных мышевидных грызунов в распределение клещей *Ixodes persulcatus* P.Sch. в очагах весенне-летнего энцефалита. Зоологический журнал 37 (6): 931–938. [Shilova S.A., Troitsky V.B., Malkov G.B., Belkovich V.M. 1958. The role the mobility of forest mouse-like rodents in the distribution of *Ixodes persulcatus* P. Sch. in the nidi of spring summer encephalitis. Zoologicheskij zhurnal 37 (6): 931– 938. (in Russian)].
- Яковлев В.В., Бугмырин С.В., Беспятова Л.А. 2020. Устройство для отлова мелких млекопитающих. Патент на полезную модель RU 195297 U1, 22.01.2020. [Yakovlev V.V., Bugmyrin S.V., Bespyatova L.A. 2020. Ustroystvo dlya otlova melkikh mlekopitayushchikh. Patent na polezную model']. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=42449207>
- Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V. 2006. Species diversity of gamasid mites (Parasitiformes, Gamasina) on small mammals from the middle taiga of Karelia. Acarina 14 (2): 209–214.
- De Pelsmaecker N., Korslund L., Steifetten Ø. 2020. Do bank voles (*Myodes glareolus*) trapped in live and lethal traps show differences in tick burden? PLoS ONE 15 (9): e0239029. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239029>
- Gallagher K., Bodin T., Sambridge M., Weiss D., Kylander M., Large D. 2011. Inference of abrupt changes in noisy geochemical records using trans dimensional change point models. Earth and Planetary Science Letters 311 (1–2): 182–194. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2011.09.015>
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. Paleontological Electronica 4 (1): 1–9.
- Nakao M., Sato Y. 1996. Refeeding activity of immature ticks of *Ixodes persulcatus* and transmission of Lyme disease spirochete by partially fed larvae. The Journal of Parasitology 82 (4): 669–672. <https://doi.org/10.2307/3283804>
- Reiczigel J., Marozzi M., Fabian I., Rozsa L. 2019. Biostatistics for parasitologists – a primer to Quantitative Parasitology. Trends in Parasitology 35 (4): 277–281. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2019.01.003>

ON THE LOSS OF ECTOPARASITES OF SMALL MAMMALS CAPTURED IN SNAP TRAPS

N. A. Kocherova, L. A. Bespyatova, S. V. Bugmyrin

Keywords: snap traps, fleas, lice, mites, ticks, *Ixodes persulcatus*, *Ixodes trianguliceps*

SUMMARY

This study is aimed to comparatively estimate host abandonment times for different taxonomic groups of small mammal ectoparasites after host capture in standard snap traps. The input for the analysis was the data obtained in experiments with specially designed trap line with automatic logging of animal capture instant. Overall, our results support the basic rule that ectoparasites abandon the dead host after some time. The most tangible and rapid reduction in infection rates after host's death was detected for *Ixodes persulcatus*. Fleas and parasitic gamasid mites abandon the host during the first 2–4 hours; lice – 9–13 hours after snap-trapping. *Ixodes trianguliceps* displayed no sharp decline in abundance for a prolonged period of time.

УДК 576.895.775:574.9

**БЛОХИ (SIPHONAPTERA) МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
МЫСА КАРТЕШ (БЕЛОЕ МОРЕ)
И ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ИХ ВИДОВ
НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ
© 2022 г. С. Г. Медведев^{а,*}, М. К. Станюкович^а**

^аЗоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

* *e-mail*: smedvedev@zin.ru

Поступила в редакцию 14.03.2022 г.

После доработки 15.03.2022 г.

Принята к публикации 23.03.2022 г.

Представлены результаты исследований блох – паразитов четырех видов насекомоядных и грызунов, обитающих на территории Северной Карелии. Сборы блох выполнены в августе–сентябре 2001, 2003–2004, 2006–2009, 2011, 2015 и 2019 годов в окрестностях Беломорской биологической станции Зоологического института РАН, расположенной у мыса Картеш. Обобщены литературные данные об особенностях распространения, паразито-хозяйинных связей и сезонной динамики восьми видов блох, распространенных на территории Северо-Запада европейской части России.

Ключевые слова: блохи, Siphonaptera, распространение, паразито-хозяйинные связи, фауна Северо-Запада европейской части России

DOI: 10.31857/S0031184722020041, **EDN:** FFCINH

Цель настоящего исследования состоит в уточнении особенностей распространения, паразито-хозяйинных связей и сезонной динамики восьми видов блох, ареалы которых достигают северной границы умеренной зоны Северо-Запада европейской части России (далее – СЗР).

В физико-географическом отношении территория СЗР не представляет собой целостного природного Региона. Большая часть СЗР расположена в пределах Восточно-Европейской равнины и занимает также часть Фенноскандии. Относительная физико-географическая однородность Региона при преобладании равнинных ландшафтов и бореального климата способствует распространению здесь экологически пластичных видов с широкими ареалами.

Фауна блох СЗР и прилегающих областей Фенноскандии была проанализирована в нескольких сводках (Smit, 1969; Ващенко, 1996; Brinck-Lindroth, Smit, 2007) и ряде публикаций, посвященных распространению и относительной численности отдельных видов блох в подзонах южной, средней и северной тайги СЗР (Ващенко, 2006; Беспятова и др., 2008 и другие указанные ниже работы).

Отловы грызунов и насекомых (табл. 1) проводились в течение девяти лет – в августе–сентябре 2001, 2003–2004, 2006–2009, 2011, 2015 и 2019 годов в окрестностях Беломорской биологической станции «Картеш» морского стационара Зоологического института РАН (ББС ЗИН РАН). ББС ЗИН РАН расположена у мыса Картеш в северо-восточной части берега губы Чула Кандалакшского залива Белого моря. Административно ББС ЗИН РАН находится на территории Лоухского р-на Республики Карелия Российской Федерации. Географические координаты мест сбора 66°20.230' с. ш., 33°38.972' в. д.

Таблица 1. Виды мелких млекопитающих и их блох, собранных в окрестностях мыса Картеш в августе–сентябре 2001, 2003–2004, 2006–2009, 2011, 2015 и 2019 годов

Table 1. Small mammal species and species of fleas associated with these mammals collected near the Cape Kartesh in August-September 2001, 2003–2004, 2006–2009, 2011, 2015, and 2019

Вид блохи	Вид хозяина					Всего
	Обыкновенная бурозубка (51)	Обыкновенная кутора (6)	Рыжая полевка (19)	Лесная мышь (1)	Не определен (6)	
<i>Amalaraeus penicilliger</i>	1		5	2		8
<i>Megabothris rectangulatus</i>			7	1	1	9
<i>Leptopsylla bidentata</i>			3			3
<i>Stenophthalmus agyrtes fennicus</i>					1	1
<i>Stenophthalmus uncinatus</i>	1		6			7
<i>Rhadinopsylla integella</i>			1			1
<i>Doratopsylla d. dasyncnema</i>	31	3	3			37
<i>Palaeopsylla s. starki</i>	26	17	2			45
Всего блох	59	20	27	3	2	111

В скобках указано число осмотренных особей мелких млекопитающих.

ББС ЗИН РАН находится 30 км южнее Северного Полярного Круга, т. е. на границе между Заполярьем и Умеренным поясом России. Преобладающим типом биотопов окрестностей Картеша являются сообщества древесно-кустарниковые растительности, представленные карликовой березовой и травянисто-кустарниковым ярусом.

Количество ловушко-суток с применением средних и малых ловушек Геро составило от 150 до 200. В общей сложности за период полевых исследований с 83 экз. двух видов грызунов и двух видов насекомоядных было собрано 111 экз. блох восьми видов. Собранных эктопаразитов фиксировали в этаноле. Согласно принятой методике их затем выдерживали в 10% щелочи до растворения внутренних органов и мускулатуры, обезживали в спиртах возрастающей крепости и заключали в канадский бальзам. Изготовленные тотальные бальзамные препараты хранятся в фондовой коллекции блох ЗИН РАН.

Amalaraeus penicilliger pedias (Rothschild, 1911)

Материал. В августе и сентябре 2003, 2004, 2008 и 2011 годов с шести рыжих полевков, а также одной лесной мыши и одной обыкновенной бурозубки снято восемь экземпляров блох (7.2% от общего числа всех собранных), из которых 6 самок и 2 самца.

A. penicilliger (Grube, 1851) характеризуется Голарктическим, или Европейско-Сибирско-Центральноазиатско-Канадским типом ареала (Медведев, 2009). Блохи *A. penicilliger* паразитируют на мышевидных грызунах, преимущественно на полевках, в лесной зоне Евразии, проникая местами в тундру. Ареал *A. penicilliger* также охватывает горы южной Европы, Кавказа, Средней и Центральной Азии (Котти, 2018).

A. penicilliger подразделяют на семь подвидов. На территории СЗР, Эстонии, Латвии, Швеции (северная часть), Норвегии и Финляндии обитает *A. penicilliger pedias* (Rothschild, 1911). Этот подвид известен из окрестностей Петербурга, ряда районов Ленинградской, Новгородской, Вологодской и Тверской областей (Ващенко, 1996; Brinck-Lindroth, Smit, 2007).

В рассматриваемом Регионе *A. penicilliger pedias* паразитирует преимущественно на рыжих полевках. Блохам *A. penicilliger pedias* свойственно бездиапаузное развитие. В подзоне южной тайги Новгородской обл. (Ильмень-Волховская низина, Оскуюйский р-н) отмечался как наиболее многочисленный паразит рыжей полевки (30.6% от всех собранных блох) (Ващенко, Третьяков, 2003). Имаго *A. penicilliger pedias* отмечаются круглогодично. Однако численность блох *A. penicilliger pedias* снижается в теплый период года, начиная с апреля, повышается осенью, достигая максимального уровня в январе, и остается высокой до конца зимы. В отдельные годы численность *A. penicilliger pedias* оставалась высокой до марта. Например, во время максимальных подъемов в зимне-весенний период 2000–2001 и 2002–2003 годов индексы обилия (далее – ИО) доходили в зависимости от года до 1.5–3.95, тогда как летом в отдельные годы ИО поднимались только до 0.11–0.15. В подзоне южной тайги с декабря и до марта блохи *A. penicilliger pedias* преобладают среди других видов блох – паразитов рыжей полевки. Индексы доминирования (далее – ИД) *A. penicilliger pedias* в этот период варьировали от 50 до 92.9% (Ващенко, 2006).

На южной окраине средней тайги Вологодской обл. (Молого-Шекснинской низина, Бабаевский р-н) численность *A. penicilliger pedias* резко падала уже в первых числах

апреля и оставалась на низком уровне в течение всего лета и осени по ноябрь (Вашенко, 2013). В этот период ИО блох *A. penicilliger pedias* был, как и в подзоне южной тайги, не высоким – от 0.03 до 0.13. При этом наиболее значительные подъемы численности отмечались в июле и сентябре. В течение октября и ноября происходил спад численности имаго *A. penicilliger pedias*, а в декабре этот показатель резко возрос вплоть до февраля.

На территории средней тайги Карелии единичные особи *A. penicilliger pedias* были собраны с рыжих полевков, отловленных на о-ве Валаам, НП «Водлозерский», а также из окрестностей пос. Малая Гомсельга (ИО 5.0). В окрестностях Малой Гомсельги небольшое число экземпляров *A. penicilliger pedias* было собрано с пашенной полевки (ИО 0.3) и полевки-экономки (ИО 0.03) (Беспятова, Медведев, 2004; Беспятова др., 2008).

На территории северной тайги Карелии сборы блох *A. penicilliger pedias* имеются с рыжей полевки из окрестностей озер Водлозеро (ИО 5.1) и Паанаярви (ИО 12.9) (Беспятова и др., 2003б). Отмечалось, что на территории национального парка (далее – НП) «Паанаярви» блохи *A. penicilliger pedias* составляли в сборах 11% (Бугмырин и др., 2003). С рыжей полевки блохи *A. penicilliger pedias* собраны также на территории Костомукшского заповедника (ИО 0.30) и окрестностей Кухмо (Финляндия) (ИО 0.06) (Бугмырин и др., 2008). Наиболее северные сборы этого вида были выполнены на территории Кандалакшского заповедника (66°59' с.ш., 32°33' в.д.) с лесного лемминга (*Myopus schisticolor* (Liljeborg, 1844)) (ИО 0.16) (Бугмырин и др., 2004).

Регулярные находки блох *A. penicilliger pedias* в окрестностях Картеша подтверждают распространение этого вида в северной части ареала на рыжей полевке и других мелких млекопитающих.

Megabothris (Gebiella) rectangulatus (Wahlgren, 1903)

Материал. В августе и сентябре 2003, 2007, 2008 и 2011 годов с семи рыжих полевков, а также одной лесной мыши снято девять экз. блох (8.1%), из них 7 самок и 2 самца.

M. (G.) rectangulatus характеризуется Транспалеарктическим, Европейско-Сибирско-Центральноазиатским типом ареала. Паразитирует на полевках в Северной Европе, в Западной и Восточной Сибири, а также в горах Южной Европы и Средней Азии.

На территории СЗР обнаружен на территории Ленинградской и Вологодской областей, а также Эстонии, Финляндии, Швеции (севернее 61° с. ш.) и Норвегии (Вашенко, 1996; Brinck-Lindroth, Smit, 2007). В подзоне южной тайги на рыжей полевке блоха *M. (G.) rectangulatus* замещается *M. (G.) turbidus* (Rothschild, 1909) (Вашенко, Третьяков, 2003). На южной окраине средней тайги Вологодской обл. *M. (G.) rectangulatus* относится к редко встречающимся видам, блохи которого составляют в сборах 11.2%. Период паразитирования *M. rectangulatus* ограничивается исключительно теплым временем года: выплод блох наблюдается в апреле, и имаго полностью исчезают к сентябрю. За этот период у *M. (G.) rectangulatus* отмечались

два хорошо выраженных пика подъема численности. Один из них приходился на время вышлота перезимовавших блох в апреле, другой – на второе поколение в июле. При этом в апреле ИО блох *M. (G.) rectangulatus* на рыжей полевке составил 0.13, в июле – 0.16. При перерасчете на 100 ловушко-суток июльские показатели ИО были в четыре раза выше апрельских (соответственно 2.57 и 0.65) (Ващенко, 2013).

В подзоне средней тайги Карелии *M. (G.) rectangulatus* отмечен на рыжей полевке в окрестностях пос. Малой Гомсельга (ИО 0.33), озер Водлозерье (ИО 0.11) и НП «Паанаярви» (ИО 0.52) (Беспятова, Медведев, 2004, Беспятова и др., 2003б). В НП «Паанаярви» блохи *M. (G.) rectangulatus* составляли 40% от всех собранных в этом месте. В НП «Оуланка» блохи *M. (G.) rectangulatus* составляли только 13% от общего числа (Бугмырин и др., 2003; Беспятова, Медведев, 2004).

В подзоне северной тайги в окрестностях Костомукши *M. (G.) rectangulatus* был обнаружен на рыжей (ИО 0.07) и темной полевках, на равнозубой бурозубке (ИО 0.33). Низкие ИО (от 0.08 до 0.2) отмечались на рыжей и темной полевках в районе Кухмо (Бугмырин и др., 2008).

Находки в окрестностях Картеша указывают на встречаемость *M. (G.) rectangulatus* в северной части ареала на своем основном хозяине – рыжей полевке, а также на других грызунах.

Peromyscopsylla bidentata bidentata (Kolenati, 1863)

Материал. В августе 2003, 2004 и 2008 годов с четырех зверьков рыжей полевки снято два экз. (2.7%), из которых 1 самка и 1 самец.

P. bidentata присущ Транспалеарктический, Европейско-Сибирский тип ареала. Паразитирует на полевках рода *Myodes* и других лесных грызунах от Пиринеев и Альп до восточных окраин Западносибирской низменности, Алтая и Тянь-Шаня. Кроме номинативного подвида, известно два подвида из Западной Европы, распространенных на Пиренеях и в Альпах.

P. b. bidentata паразитирует на рыжих полевках, реже на других грызунах и бурозубках на территории СЗР (Псковская, Новгородская и Ленинградская области), а также в Дании, Норвегии, Швеции и Финляндии (Ващенко, 1996; Brinck-Lindroth, Smit, 2007). На других мелких млекопитающих (обыкновенная и темная полевки, малая лесная мышь, обыкновенная и малая бурозубки) блохи *P. b. bidentata* встречаются редко.

Имаго *P. b. bidentata* приурочено к осенне-зимнему сезону. В подзоне южной тайги Новгородской обл., по данным наблюдений в 1999–2000 и 2001–2002 г., вышлот первых имаго *P. b. bidentata* происходил в сентябре, последних имаго – в марте. За этот период наблюдалось три подъема численности: в октябре, январе и марте. В отдельные годы зимний подъем численности *P. b. bidentata* был приурочен к декабрю. Средний ИО блох *P. b. bidentata* составил 0.19, а во время подъемов численности варьировал от 0.08 до 0.58 в разные годы. Период доминирования *P. b. bidentata* над другими видами блох охватывает от двух до трех месяцев – с сентября или октября до

ноября. ИД снижался по мере нарастания численности блохи *Amalaraeus penicilliger* (Ващенко, Третьяков, 2003; Ващенко, 2006).

На южной окраине средней тайги Вологодской обл. *P. b. bidentata* был отмечен лишь по находке одной самки, обнаруженной в октябре (Ващенко, 2013).

В подзоне средней тайги Карелии *P. b. bidentata* был отмечен на рыжей полевке (ИО 0.03–0.13), пашенной полевке (ИО 0.04) и полевке-экономке (ИО 0.03). В подзоне северной тайги Карелии на рыжей полевке ИО составлял от 0.06 до 0.22 (Беспятова и др., 2003б). В НП «Оуланка» блохи *P. b. bidentata* составляли 22% от общего числа собранных (Бугмырин и др., 2003, 2008). На территории Кандалакшского заповедника на лесном лемминге ИО блох *P. b. bidentata* составлял 0.26 (Бугмырин и др., 2004).

Ctenophthalmus (Ctenophthalmus) agyrtes fennicus Peus, 1950

Материал. В сборах представлена только 1 самка, собранная в сентябре 2004 г. Хозяин определен не был.

C. agyrtes (Heller, 1896) имеет Западнопалеарктический, Европейско-средиземноморский тип ареал. Блохи *C. agyrtes* паразитируют на мелких лесных и луговых грызунах, а также на насекомоядных от Средиземноморья до Нижнего Поволжья и Предуралья. В пределах вида выделяют до 23 подвигов (Lewis, 1974), из которых два с европейскими ареалами обнаружены на территории СЗР. Это, в частности, *C. a. kleinschmidtianus* Peus, 1950 и *C. a. fennicus*. Блохи *C. agyrtes*, собранные в Петербурге и его окрестностях, а также южнее – в Ленинградской, Новгородской и Псковской областях, отнесены к *C. a. kleinschmidtianus*. На Карельском перешейке и Финляндии распространен *C. a. fennicus* (Smit, 1967). Этот подвид также указан для Дании, Норвегии и Швеции (Brinck-Lindroth, Smit, 2007).

В подзоне южной тайги *C. agyrtes* – наиболее массовый паразит рыжей полевки. Кроме того, *C. agyrtes* отмечен на обыкновенной и темной полевках, малой лесной и желтогорлой мышах и на бурозубках. Имаго этого вида приурочено к весенне-летнему периоду, в течение которого отмечались два подъема численности *C. agyrtes*: весенний – в апреле или мае, летний – в июле или августе. Позднее численность *C. agyrtes* снижалась. Отдельные особи *C. agyrtes* отмечались в зимний период. ИО блох *C. agyrtes*, рассчитанные за период с апреля по август, на рыжей полевке 0.09, на обыкновенной полевке 0.26, на малой лесной мыши 0.14, на желтогорлой мыши 0.17. ИО в весенний период 0.14–0.56, а летом значения не поднимались выше 0.17. Наименьшие показатели численности, таким образом, отмечены на рыжей полевке, а наиболее высокие – на обыкновенной. Максимальные ИД в разные годы варьировали от 11.7 до 14.3 (Ващенко, Третьяков, 2003; Ващенко, 2006).

На южной окраине подзоны средней тайги *C. agyrtes* на рыжей полевке отсутствовал. Однако обнаружение двух самцов на малых лесных мышах позволило предположить, что здесь проходит северная граница распространения этого вида (Ващенко, 2013).

C. agyrtes обнаружен на рыжей полевке только в среднетаежной подзоне Карелии в окрестностях дер. Карку (ИО 0.13) (Беспятова и др., 2003б; Беспятова и др., 2008).

Единичная находка в районе мыса Картеш указывает на возможное расположение границы ареала *C. a. fennicus* севернее, чем предполагалось ранее.

Stenophthalmus (Euctenophthalmus) uncinatus (Wagner, 1898)

Материал. В августе и сентябре 2008 г. с пяти рыжих полевков и одной обыкновенной бурозубки снято семь экземпляров (6.3%), из которых 2 самки и 5 самцов.

C. uncinatus имеет Западнопалеарктический, Европейский тип ареала. Паразит мелких лесных грызунов, но наиболее многочисленны его блохи на европейской рыжей полевке в лесной зоне Восточной и Северной Европы, а также Западной Сибири.

Описано два подвида *C. uncinatus*. На территории Латвии и Эстонии, Норвегии, Швеции, Финляндии, а также СЗР (Санкт-Петербурга, Ленинградской, Новгородской и Псковской областей) представлена номинативная форма (Smit, 1969; Ващенко, 1996; Brinck-Lindroth, Smit, 2007).

C. uncinatus паразитирует на рыжей и других полевках рода *Myodes*. В подзоне южной тайги Новгородской обл. этот вид отмечен на всех обитателях лесных биотопов и, кроме того, на обыкновенной полевке. ИО, рассчитанный для весенне-летнего периода, на рыжей полевке составил 0.4, на обыкновенной – 0.31, на желтогорлой мыши – 0.38, на малой лесной мыши был самым низким – 0.13. Максимальные показатели ИО, наблюдавшиеся на рыжей полевке, в апреле варьировали от 1.59 до 2.87 в разные годы

Блохи *C. uncinatus* приурочены к теплomu времени года. Как и у блох *C. agyrtes*, у рассматриваемого вида наблюдалось два подъема численности весной и летом. Наиболее редкая встречаемость блох *C. uncinatus* приходилась на осенне-зимний период, когда в сборах отмечались лишь отдельные особи. Подъем же численности происходил в апреле (при этом ИО 1.67–2.88), второй подъем – в июле (ИО 0.21–0.39). В апреле и мае *C. uncinatus* представлял более половины всех блох, т.е. ИД этого вида был в пределах 56.4–59.7 или 52.0–72.7. В разные годы ИД варьировал от 25.7 до 54.4 в июне и июле, от 8.7 до 40.5 в августе, от 4.2 до 23.8 – с сентября по ноябрь (Ващенко, Третьяков, 2003; Ващенко, 2006).

На южной окраине средней тайги Вологодской обл. на рыжих полевках блохи *C. uncinatus* составляли 66.7%. Здесь в годичном цикле *C. uncinatus* не отмечено существенных отличий по сравнению с таковым в других частях ареала. Выплod первой генерации *C. uncinatus* после зимовки в коконах происходит в апреле, второй – в июле. При этом большая часть блох второй генерации, закончив развитие, остается в коконах до следующей весны (Ващенко, 2013).

В Карелии на рыжей полевке в разных точках сборах ИО составлял не более 0.5, на пашенной полевке – 0.05–0.09, на лесной мышовке – 0.05. Блохи *C. uncinatus* отмечались также на лесном лемминге и обыкновенной бурозубке. В подзоне северной тайги Карелии на рыжей полевке ИО составлял менее 0.4 (Беспятова и др.,

2008; Бугмырин др., 2008). Однако в сборах в окрестностях НП «Паанаярви» блохи *C. uncinatus* составляли 33% от общего количества (Бугмырин и др., 2003). На территории Кандалакшского заповедника на лесном лемминге ИО не превышал 0.10 (Бугмырин и др., 2004).

Наши данные подтверждают распространение блох *C. uncinatus* в районе Северного Полярного круга.

Rhadinopsylla (Actenophthalmus) integella Jordan et Rothschild, 1921

Материал. В сентябре 2004 г. с одной рыжей полевки снята одна самка.

Rh. integella характеризуется Транспалеарктическим, Европейско-Сибирско-Восточноазиатским типом ареала. *Rh. integella* – паразит мелких лесных грызунов, распространенный в лесной зоне Европы (от Пиренеев и Альп) и доходящий на восток до Западной Сибири.

В Ленинградской обл. блохи *Rh. integella* известны главным образом с рыжих полевок (Ващенко, 1996). Вид известен также из Дании, Норвегии, Швеции и Финляндии (Brinck-Lindroth, Smit, 2007). Вид приурочен к холодному времени года, и в связи с низкой численностью его годичный цикл остается малоизученным. Установлено, что блохи *Rh. integella* появляются в сентябре–октябре и отмечаются до марта. В этот период ИО варьирует от 0.01 до 0.08, а ИД не поднимались выше 8.3%. При этом в отдельные годы наблюдений блохи *Rh. integella* обнаружены не были (Ващенко, Третьяков, 2003; Ващенко, 2006).

На южной окраине средней тайги Вологодской обл. *Rh. integella* также отмечался как малочисленный вид, приуроченный к осенне-зимнему периоду. Выплод и первый подъем численности имаго *Rh. integella* происходил в октябре (ИО 0.9). После спада численности в ноябре, в декабре ИО достигал 0.22. В феврале блохи *Rh. integella* в сборах отсутствовали. Можно предположить, что после летней диапаузы первое поколение *Rh. integella* приурочено к октябрю, а второе поколение – к декабрю. Из яиц, отложенных декабрьскими блохами, развивается третья генерация, которая остается в коконах до осени следующего года (Ващенко, 2013).

В подзоне средней тайги Карелии обнаружен *Rh. integella* на рыжей полевке в окрестностях пос. Малая Гомсельга (ИО 0.08). Отмечаются находки этого вида в ряде других мест Карелии, расположенных в подзоне северной тайги (Беспятова и др., 2003б; Бугмырин и др., 2004, 2008). ИО на рыжей полевке составлял от 0.04 до 0.08.

Единичная находка в окрестностях Картеша указывает на возможную северную границу ареала этого редкого вида блох.

Doratopsylla dasyncnema dasyncnema (Rothschild, 1897)

Материал. В августе и сентябре 2003 и 2008 г. с 36 особей обыкновенной бурозубки собран 31 экз. (33.3%), из которых 16 самок и 15 самцов. Кроме того, блохи этого вида (1 самка и 2 самца) были собраны с трех зверьков обыкновенной куторы, а также одна самка и два самца – с трех рыжих полевок.

D. d. dasycnema имеет Западнопалеарктический, Европейско-Западносредиземноморский тип ареала. *D. d. dasycnema* паразитирует на насекомоядных, преимущественно на обыкновенной землеройке, от Средиземноморья до Зауралья. Известно три подвида. На территории России представлена номинативная форма. Подвид известен также из Дании, Норвегии, Швеции и Финляндии (Brinck-Lindroth, Smit, 2007). Блохи *D. d. dasycnema* встречались только в летних сборах (Ващенко, 1996). В Карелии, например, они собирались в июне–октябре (Беспятова и др., 2003а). В подзоне южной тайги Новгородской обл. блохи *D. d. dasycnema* собраны преимущественно с обыкновенной бурозубки и в небольшом количестве – с малой бурозубки. На грызунах, за исключением редких находок на рыжей полевке, этот вид не встречался. На обыкновенной бурозубке имаго *D. d. dasycnema* появлялись после зимнего перерыва, как правило, в апреле, реже – в конце марта. *D. d. dasycnema* имеет три подъема численности в течение весны, лета и осени в сентябре или октябре, после чего их численность снижается. Отдельные особи *D. d. dasycnema* отмечались и позднее – до января. Средний ИД 37.3, а ИО 0.31. Максимальные показатели ИО, наблюдавшиеся во время подъемов численности, в разные годы весной 0.53–1.28, летом варьировали от 0.38–1.86, осенью 0.4–1.14. На малой бурозубке этот вид блох отмечался с перерывами с мая по ноябрь. За период наблюдений средние значения ИО 0.07, максимальные – не более 0.43. *D. d. dasycnema* обнаруживался на малой бурозубке, как правило, во время повышения его численности на обыкновенной бурозубке (Ващенко, Третьяков, 2004; Ващенко, 2006).

На южной окраине средней тайги Вологодской обл. на рыжих полевках *D. d. dasycnema* составила 0.7% от общего числа собранных блох (Ващенко, 2013).

В подзоне средней тайги Карелии *D. d. dasycnema* обнаружен преимущественно на обыкновенной, равнозубой, малой и средней бурозубках (ИО 0.59–3.3) (Беспятова и др., 2003а; Беспятова, Медведев, 2004; Бугмырин и др., 2008).

Находки блох *D. d. dasycnema* в районе Картеша указывает на то, что северная граница ареала этого вида достигает Полярного круга.

Palaeopsylla soricis starki Wagner, 1930

Материал. В сентябре 2003, 2004 и 2008 г. с 38 особей обыкновенной бурозубки снято 27 экз. (40.5%), из которых 16 самок и 10 самцов. Кроме того, блохи этого вида (11 самок и 6 самцов) были собраны с шести зверьков обыкновенной куторы. Кроме того, с двух рыжих полевок были сняты 1 самка и 1 самец этого вида.

P. soricis (Dale, 1878) имеет Западнопалеарктический, Европейско-Западно-Восточносредиземноморский тип ареал. Описано пять подвигов *P. soricis*. Номинативный подвид *P. s. soricis* характеризуется Европейско-Западносредиземноморским типом ареала. Он паразитирует на землеройках рода *Sorex* от Средиземноморья до Зауралья.

Подвид *P. soricis starki* известен из Норвегии (северная часть), Швеции, о-ва Готланд Финляндии (Brinck-Lindroth, Smit, 2007). На территории СЗР (Псковской,

Новгородской и Ленинградской областей) наиболее часто на обыкновенной бурозубке паразитирует *P. soricis starki* (Ващенко, 1996). Размножение этих блох происходит в гнездах землероек, когда там находятся выводки молодых зверьков. *P. soricis starki* использует тот же круг хозяев, что и *Doratopsylla d. dasyncema*, и имеет сходную с ним фенологию. *P. s. starki* наиболее обилен на обыкновенной бурозубке и мало числен на малой.

В подзоне южной тайги Новгородской обл. у *P. soricis starki* отмечалось три подъема численности весной, летом и осенью (отдельные особи встречались до января). Выплод имаго *P. soricis starki* наблюдается в апреле. Средний ИД *P. soricis starki* 56.2%, а ИО 0.44. Показатели обилия в периоды подъемов численности в разные годы весной 1.14–4.20, летом 0.31–1.09, а осенью 1.23–4.79. На малой бурозубке ИД 45.1%, ИО 0.07. На малой бурозубке отмечены два подъема численности *P. soricis starki* – в апреле и октябре, когда ИО повышались соответственно до 0.36 и 0.49. Однако на этом хозяине *P. soricis starki* отсутствовал с мая по июль, а также в ноябре и декабре. В эти месяцы блохи *P. soricis starki* собирались преимущественно с обыкновенной бурозубки. Небольшое количество блох *P. soricis starki* было собрано с обыкновенной куторы (Ващенко, Третьяков, 2004; Ващенко, 2006).

На южной окраине средней тайги Вологодской обл. на рыжих полевках блохи *P. soricis starki* в сборах составляла 1% (Ващенко, 2013).

Блохи *P. soricis starki* был обнаружен на всей территории таежной зоны Карелии (Беспятова и др., 2003а, 2003б; Беспятова, Медведев, 2004; Бугмырин и др., 2004). Блохи *P. soricis starki* отмечались на обыкновенной, средней и равнозубой бурозубках (ИО 0.09–0.54), на рыжей (ИО 0.01–0.04) и пашенной (ИО 0.03) полевках, а также на полевке-экономке (ИО 0.06) и лесной мышовке (ИО 0.07).

В окрестностях Каргеша *P. soricis starki* является наиболее часто встречающимся видом блох, паразитирующих на обыкновенной бурозубке и куторе.

Локальную фауну блох, изученную в окрестностях Каргеша, следует сопоставить с фауной СЗР в целом. Полный список видов блох фауны СЗР включает 56 видов. Однако сюда входят паразиты птиц, крупных и средних млекопитающих и рукокрылых (Ващенко, 1996). На мелких млекопитающих, обитающих на территории СЗР, отмечены 22 вида блох. Распространенные в этой части Европы виды блох представляют собой в целом широко распространенных паразитов мелких млекопитающих Палеарктики и Средиземноморья. Из них транспалеарктические ареалы имеют 16 видов, западнопалеарктические – девять видов. Голарктические, западно-центральнопалеарктические и космополитические ареалы имеют по пять видов (Медведев, 2009).

В окрестностях мыса Каргеш, расположенного на границе Заполярья и пояса умеренного климата России, обнаружено восемь видов блох семи родов. Для четырех видов характерны широкие ареалы: голарктические, как у *Amalaraeus penicilliger*,

и транспалеарктические, как у *Megabothris (Gebiella) rectangulatus*, *Peromyscopsylla bidentata* и *Rhadinopsylla (Actenophthalmus) integella*. Остальные четыре вида – *Ctenophthalmus (C.) agyrtes*, *C. (Euctenophthalmus) uncinatus*, *Palaeopsylla soricis* и *Doratopsylla dasyncnema* – характеризуются ареалами Западнопалеарктического типа. Четыре вида представлены подвидами, каждый из которых имеет узкий региональный ареал. Это, в частности, *Peromyscopsylla b. bidentata*, *Ctenophthalmus (C.) agyrtes fennicus*, *Palaeopsylla s. soricis* и *Doratopsylla d. dasyncnema*.

Особенностью локальной фауны блох в окрестностях мыса Картеш является доминирование в сборах насекомоядных – обыкновенной бурозубки и обыкновенной кутуры, зверьки которых составили 64% в отловах. Соответственно, их паразиты – блохи *Palaeopsylla s. starki* и *Doratopsylla d. dasyncnema* – составили около 74% от общего числа блох, собранных за девять летних сезонов. Два вида – *Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) uncinatus fennicus* и *Rhadinopsylla (Actenophthalmus) integella* – в сборах были представлены единичными находками. Зверьки рыжей полевки составили около 31%. Ее паразитами были блохи *Megabothris rectangulatus* (25.9% от общего числа всех блох, снятых с рыжей полевки), *Ctenophthalmus uncinatus* (22.2%) и *Amalaraeus penicilliger* (18.5%). Кормовая база грызунов в виде злаковых растений в районе мыса Картеш сильно обеднена. Это обуславливает то, что в сборах зверьки рыжей полевки составили менее четверти, тогда как обыкновенной бурозубки больше половины (около 60%).

Однако на территории СЗР в целом рыжая полевка является доминирующим видом, для которого характерна наиболее высокая и устойчивая численность в смешанных лесах тайги. Так, в подзоне южной тайги Ильмень-Волховской низины на долю рыжей полевки приходилось около 50% от общего количества зверьков, отловленных в этом биотопе. Другим типичным обитателем смешанного леса, ненамного уступающим по численности рыжей полевке, является обыкновенная бурозубка, доля которой среди выловленных зверьков достигает 35.2%. Обыкновенная бурозубка является также самым распространенным политоппным видом среди мелких млекопитающих. Однако видовое разнообразие блох (индекс разнообразия (ИР) Шеннона 0.89) у обыкновенной бурозубки значительно уступает таковому у рыжей полевки (ИР 1.75). Как полагают, это обуславливается подвижным образом жизни обыкновенной бурозубки и слабой связью ее с постоянным гнездом (Беспятова и др., 2003а).

Кроме обнаруженных в окрестностях Картеша видов блох, основными паразитами рыжих полевок на территории СЗР являются блохи *Megabothris turbidus* (Rothschild, 1909), *M. walkeri* (Rothschild, 1902) и *Peromyscopsylla sylvatica* (Meinert, 1896), отсутствующие в наших сборах. На насекомоядных, кроме *Doratopsylla dasyncnema* и *Palaeopsylla soricis*, на территории СЗР паразитирует *Ctenophthalmus bisocodentatus* (Kolenati, 1863) (Ващенко, Третьяков, 2003, 2004, 2005; Медведев, Третьяков, 2013). В целом же в подзоне южной тайги рыжая полевка служит основным прокормите-

лем для восьми видов блох, которые неравноценны по численности. Так, к группе малочисленных видов относятся *Hystrihopsylla talpae*, *Rhadinopsylla integella*, *Peromyscopsylla silvatica* и *Ctenophthalmus agyrtes*, к группе массовых видов – блохи *Peromyscopsylla bidentata*, *Megabothris turbidus*, *Ctenophthalmus uncinatus* и *Amalaraeus penicilliger* (Вашенко, Третьяков, 2003).

При этом отмечается, что малочисленные виды никогда не занимают преобладающего положения в структуре сообщества блох, тогда как массовые виды доминируют в определенный период сезон, сменяя друг друга. На территории СЗР блохам свойствен однотипный способ питания, что обуславливает дифференциацию ниш по сезонной приуроченности, или формирование различных годовых циклов (Вашенко, 2006). Так, при относительно малой численности паразитов насекомоядных – блох *Doratopsylla dasyncnema* и *Palaeopsylla soricis* – различий в фенологии их имаго не наблюдалось. Оба вида паразитируют на насекомоядных с весны до осени и исчезают зимой. У видов блох рыжей полевки расхождение по времени отмечается только у видов, которые наиболее тесно связаны с этим грызуном и другими видами рода *Myodes*. На территории лесного пояса СЗР к ним относятся *Amalaraeus penicilliger*, *Ctenophthalmus uncinatus*, *Peromyscopsylla bidentata*, *P. silvatica* и *Rhadinopsylla integella*. Приуроченный к теплomu времени года *Ctenophthalmus uncinatus* преобладает с апреля по август, формируя три поколения. Подобную же фенологию имеет *Megabothris rectangularis*, присутствующие в наших сборах в окрестностях Каргеша. Блоха *Amalaraeus penicilliger* отличается способностью паразитировать в течение круглого года, причем наиболее высокая численность приходится на холодное время года с пиком в феврале, а наиболее низкая отмечается в теплый период года. У осенне-зимнего паразита *Peromyscopsylla bidentata* показатель обилия достигает наиболее высокого уровня осенью.

Данные о восьми видах, блохи которых собирались на границе Умеренного пояса и Заполярья на территории Северо-Запада европейской части России, указывают на высокий адаптивный потенциал этих эктопаразитов. Несмотря на ограниченный по времени теплый период года, отмечается устойчивое существование популяций блох *Doratopsylla dasyncnema* и *Palaeopsylla soricis*. Их основной прокормитель – обыкновенная бурозубка – характеризуется подвижным образом жизни и отсутствием подземной гнездовой камеры (многие грызуны имеют гнездовые камеры, что позволило многим представителям отряда блох освоить обширные пространства Палеарктики и Неарктики).

Сборы блох в районе мыса Каргеш производятся регулярно на протяжении девяти лет, однако только в наиболее комфортный период августа–сентября. Отсутствие данных о фауне блох в другие месяцы года на этой территории не позволяет в полной мере оценить особенности годовых циклов блох в условиях Севера России.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за содействие в исследованиях сотрудникам Беломорской биологической станции ЗИН РАН и руководству станции В. Я. Бергеру и А. А. Сухотину.

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) в рамках Государственной темы «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. Регистрационный номер: 1021051603202-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В., Медведев С.Г. 2003а. Блохи (Siphonaptera) обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) среднетаежной подзоны Карелии. Териологические исследования СПб, ЗИН РАН, 4: 73–77. [Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V., Medvedev S.G. 2003a. The fleas (Siphonaptera) of the common shrew (*Sorex araneus* L.) in Karelia. Teriologicheskie issledovaniya. SPb, ZIN RAS, 4: 73–77. (in Russian)].
- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В., Медведев С.Г. 2003б. Блохи (Siphonaptera) европейской рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schr.) Карелии. Териологические исследования СПб, ЗИН РАН, 4: 78–85. [Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V. Medvedev S.G. 2003b. The fleas (Siphonoptera) of the bank vole (*Myodes glareolus* Schr.) in Karelia. Teriologicheskie issledovaniya. SPb, ZIN RAS, 4: 78–85. (in Russian)].
- Беспятова Л.А., Медведев С.Г. 2004. Клещи и блохи мелких млекопитающих южной части Национального парка «Водлозерский». Евразийский энтомологический журнал 3 (3): 203–208. [Bespyatova L.A., Medvedev S.G. 2004. Mites, ticks and fleas of small mammals of the southern part of «Vodlozerskii» National Park. Euroasian entomological journal 3 (3): 203–208. (in Russian)].
- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В., Медведев С.Г. 2008. Блохи (Siphonaptera) мелких млекопитающих Карелии. Труды Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, 13: 26–31 [Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V., Medvedev S.G. 2008. Fleas (Siphonaptera) of small mammals of Karelia. Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences 13: 26–31. (in Russian)].
- Бугмырин С.В., Иешко Е.П., Аниканова В.С., Беспятова Л.А. 2003. К фауне паразитов мелких млекопитающих национальных парков «Паанаярви», «Оуланка». Труды Карельского научного центра Российской академии наук 3: 97–101. [Bugmyrin S.V., Ieshko E.P., Anikanova V.S., Bespyatova L.A. 2003. On the fauna of small mammal parasites in the Paanajarvi and Oulanka national parks. Trudi Karelskogo nauchnogo centra RAS 3: 97–101. (in Russian)].
- Бугмырин С.В., Бойко Н.С., Беспятова Л.А., Аниканова В.С. 2004. Паразиты лесного лемминга (*Myopus schisticolor* Lill.) Кандалакшского заповедника. Сибирская зоологическая конференция, посвященная 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск 15–22 сентября 2004, 360. [Bugmyrin S.V., Boyko N.S., Bespyatova L.A., Anikanova V.S. 2004. Parasity lesnogo leminga (*Myopus schisticolor* Lill.) Kandalakshskogo zapovednika. Sibirskaya zoologicheskaya konferentsiya, posvyashchenaya 60-letiyu Instituta sistematiki i ekologii zhivotnyh SO RAN, Novosibirsk 15–22 sentyabrya 2004, 360 pp. (in Russian)].
- Бугмырин С.В., Беспятова В.С., Аниканова Е.П., Иешко Е.П. 2008. Паразиты мелких млекопитающих парка «Дружба» (Финляндия) и государственного природного заповедника «Костомукшский» (Россия).

Труды Карельского научного центра РАН. Петрозаводск 13: 32–40. [Bugmurin S.V., Bespyatova L.A., Anikanova V.S., Ieshko E.P. 2008. Parasites of small mammals in Friendship Park. Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAS. Petrozavodsk 13: 32–40. (in Russian)].

Ващенко В.С. 1996. Видовой состав блох (Siphonaptera) Северо-Запада России. Паразитология 30 (5): 410–423. [Vaschonok V.S. 1996. Check-list of fleas (Siphonaptera) of the North-West of Russia. Parazitologiya 30 (5): 410–423. (in Russian)].

Ващенко В.С. 2006. Видовой состав, хозяйственная приуроченность и дифференциация ниш у блох (Siphonaptera) мелких млекопитающих Ильмень-Волховской низины. Паразитология 40 (5): 425–437. [Vaschonok V.S. 2006. Species composition, host association and niche differentiation in fleas of small mammals in the Ilmen-Volkhov lowland. Parazitologiya 40 (5): 425–437. (in Russian)].

Ващенко В.С. 2013. Видовой состав, численность и годовые циклы блох (Siphonaptera) рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в западной части Вологодской области. Паразитология 47 (5): 390–401. [Vaschonok V.S. 2013. Species composition, abundance, and annual cycles of fleas (Siphonaptera) on bank voles *Clethrionomys glareolus* in the Western part of Vologda province (Babaev district). Parazitologiya 47 (5): 390–401. (in Russian)].

Ващенко В.С., Третьяков К.А. 2003. Сезонная динамика численности блох (Siphonaptera) на рыжей полевке (*Myodes glareolus*) в северной части Новгородской области. Паразитология 37 (3): 177–190. [Vaschonok V.S., Tretyakov K.A. 2003. The seasonal dynamics of flea (Siphonaptera) numbers on bank voles (*Myodes glareolus*) in the north part of Novgorod region Parazitologiya 37 (3): 177–190. (in Russian)].

Ващенко В.С., Третьяков К.А. 2004. Сезонная динамика численности блох (Siphonaptera) обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) в северной части Новгородской области. Паразитология 38 (6): 503–514. [Vaschonok V.S., Tretyakov K.A. 2004. Seasonal dynamics of a flea number (Siphonaptera) on the common shrew (*Sorex araneus*) in the North part of the Novgorod oblast. Parazitologiya 30 (5): 410–423. (in Russian)].

Ващенко В.С., Третьяков К.А. 2005. Сезонная динамика численности блох (Siphonaptera) на малой лесной мыши (*Apodemus uralensis*) в северной части Новгородской области. Паразитология 39 (4): 270–277. [Vaschonok V.S., Tretyakov K.A. 2005. The seasonal dynamic of fleas (Siphonaptera) abundance on *Apodemus uralensis* in the Northern part of Novgorod region. Parazitologiya 39 (4): 270–277. (in Russian)].

Котти В.К. 2018. Каталог блох (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран. 2-е издание. Ставрополь, изд-во СКФУ, 128 с. [Kotti V.K. 2018. Katalog bloh (Siphonaptera) fauny Rossii I sopredel'nyh stran. 2-e izdanie. Stavropol', Alfa-Print, 132 ss. (in Russian)].

Медведев С.Г. 2009. Фауна кровососущих насекомых Северо-Запада России. Характеристика ареалов. Энтомологическое обозрение 88 (1): 83–98. [Medvedev S.G. 2009. The Fauna of Bloodsucking Insects of Northwestern Russia. Characteristics of the Ranges. Entomological Review 89 (1): 56–68 (in English)].

Медведев С.Г., Третьяков К.А. 2013. Блохи мелких млекопитающих Санкт-Петербурга. Паразитология 48 (4): 302–314. [Medvedev S.G., Tretyakov K.A. 2014. Fleas of small mammals in St. Petersburg. Entomological Review 94 (9): 1297–1305. (in English)].

Brinck-Lindroth G., Smit F.G.A.M. 2007. The fleas (Siphonaptera) of Fennoscandia and Denmark. Brill, 41.

Lewis R.E. 1974. Notes on the geographical distribution and host preferences in the order Siphonaptera. Part 3. Hystrichopsyllidae. Journal Medical Entomology 11 (2): 147–167.

Smit F.G.A.M. 1969. A catalogue of the Siphonaptera of Finland with distribution maps of all Fennoscandian species. Annales Zoologici Fennici 6: 47–86.

FLEAS (SIPHONAPTERA) OF SMALL MAMMALS
OF THE CAPE KARTESH (THE WHITE SEA)
AND DISTRIBUTION OF THESE SPECIES
IN NORTHWESTERN EUROPEAN RUSSIA

S. G. Medvedev, M. K. Stanyukovich

Keywords: fleas, Siphonaptera, distribution, host-association, fauna of North-West of Russia

SUMMARY

Results of the study of fleas, parasites of five insectivore and rodent species, dwelling in the territory of northern Karelia, are represented. Fleas were collected in August-September 2001, 2003–2004, 2006–2009, 2011, 2015, and 2019 in environs of the White Sea biological station “Kartesh” of the Zoological Institute Russian academy of sciences. Literary data on peculiarities of distribution, host-parasite relations, and seasonal dynamics of eight flea species distributed in the territory of northwestern European Russia are summarized.

УДК 576.895.421

АНОМАЛИИ ЭКЗОСКЕЛЕТА *IXODES PAVLOVSKYI OCCIDENTALIS* (PARASITIFORMES, IXODIDAE)

© 2022 г. А. Я. Никитин^{а,*}, Ю. А. Вержуцкая^а, И. М. Морозов^а,
А. Б. Тимошкин^б, В. В. Панов^с, В. Ю. Колесникова^а

^а Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,
ул. Трилисера, 78, Иркутск, 664047 Россия

^б Центр гигиены и эпидемиологии в Красноярском крае Роспотребнадзора,
ул. Сопочная, 38, Красноярск, 660100 Россия

^с Институт систематики и экологии животных СО РАН,
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия
*e-mail: nikitin_irk@mail.ru

Поступила в редакцию 31.01.2022 г.

После доработки 16.02.2022 г.

Принята к публикации 18.02.2022 г.

Исследовано морфологическое строение экзоскелета 293 половозрелых самок *Ixodes pavlovskyi occidentalis* Filippova et Panova, 1998 из Западной и Восточной Сибири. У 44 из них (15.0±2.09%) выявлено шесть типов аномалий тела. Наиболее часто встречается повреждение поверхности скутума – «шагреновая кожа» (77.3±6.32% от числа особей с нарушениями экзоскелета). Зарегистрированы четыре самки (1.4±0.68%), каждая из которых имеет одновременно две аномалии тела.

У самцов *I. p. occidentalis* выявлено четыре типа аномалий у восьми особей из 243 исследованных (3.3±1.15%), что достоверно меньше, чем у самок. Большинство самцов *I. p. occidentalis* имели парные вдавления на конскутуме, поэтому данный признак считали нормой строения для этого вида, тогда как у *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 такой фенотип является наиболее распространенным нарушением экзоскелета. Самцы *I. p. occidentalis* с двумя аномалиями не зарегистрированы.

Показано, что у самок и самцов *I. p. occidentalis* частота нарушений развития экзоскелета меньше, чем в гемипопуляциях *I. persulcatus* азиатской части России, но больше, чем у *I. p. pavlovskyi* (остров Русский, Приморский край).

Ключевые слова: аномалии экзоскелета, *Ixodes pavlovskyi*, структура популяций

DOI: 10.31857/S0031184722020053, **EDN:** FFJYPF

Вид *Ixodes pavlovskiy* Pomerantsev, 1946 представлен двумя подвидами: *I. p. pavlovskiy* Pomerantsev, 1946 и *I. p. occidentalis* Filippova et Panova, 1998 (Померанцев, 1950; Филиппова, Панова, 1998). Первый встречается на Дальнем Востоке России и в Японии; второй – в Сибири, Восточном Казахстане, Киргизии (Филиппова, Ушакова, 1967; Nakao et al., 1992; Бардзимашвили, 1997; Якименко и др., 2013; Филиппова, 2017; и др.).

I. p. occidentalis по сравнению с его сородичем, обитающим по современным данным преимущественно на островах Японского моря (Болотин и др., 1977; Колонин, 1986; Nakao et al., 1992; Филиппова, 2017; Гордейко, 2019), имеет более обширный ареал и бóльшую степень изученности различных аспектов экологии, биологии и эпидемиологического значения (Филиппова, Ушакова, 1967; Ушакова, Филиппова, 1968; Чигирик и др., 1974; Филиппова, Панова, 1998; Korenberg et al., 2010; Ливанова и др., 2011, 2012; Малькова и др., 2012; Якименко и др., 2013; Коренберг и др., 2013; Чичерина и др., 2015; Romanenko et al., 2016; Ефимова, Дроздова, 2017 и др.). Вместе с тем, практически ничего не известно о гетерогенности природных популяций *I. p. occidentalis* по морфологическим нарушениям строения экзоскелета, несмотря на достаточно большое число публикаций в отношении встречаемости и распространности аномалий развития тела у родственных видов иксодовых клещей (Первомайский, 1954; Alekseev, Dubinina, 1996; Zharkov et al., 2000; Dubinina et al., 2004; Алексеев и др., 2008; Панова, 2011; Щучинова, 2014; Морозов и др., 2015; Никитин, Морозов, 2016, 2017а, 2017б; Chitimia-Dobler et al., 2017; Nikitin, Morozov, 2017 и др.).

Цель сообщения – описать типы и частоту встречаемости аномалий строения экзоскелета половозрелых самок и самцов *I. p. occidentalis*, собранных на территории Западной и Восточной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор имаго клещей проведен на флаг с растительности в лесопарковой зоне Новосибирского научного центра (55°23' N, 83°08' E–54°08' N, 84°22' E), вдоль автомобильной трассы Бердск-Новосибирск и в рекреационной зоне г. Красноярска (56°01'58" N, 92°39'31" E), преимущественно в третьей декаде мая 2017–2021 гг. (табл. 1). Отметим, что ранее *I. p. occidentalis* регистрировали на юге Красноярского края единично (Хазова, 2007), и обнаруженный участок с высокой численностью этого вида является первым наблюдением подобного рода на территории Восточной Сибири.

Известно, что *I. p. occidentalis* наблюдают в одних и тех же биотопах и в те же сроки, что и *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (Якименко и др., 2013; Филиппова, 2017). Доля *I. p. occidentalis* от суммы двух представителей рода *Ixodes* по отдельным сборам в районах исследований колебалась от 23.5±3.89 до 91.0±1.79% (табл. 1).

Таблица 1. Годы сбора и объемы выборок имаго иксодовых клещей с территории Сибири в местах массовой встречаемости *Ixodes pavlovskyi occidentalis* (2017–2021 гг.)

Table 1. Years of collection and volumes of samples of adult ixodid ticks from Siberia in places of mass occurrence of *Ixodes pavlovskyi occidentalis* (2017–2021)

Дата сбора	Район сбора	Собрано клещей рода <i>Ixodes</i> , экз.		Доля <i>I. pavlovskyi</i> от числа <i>Ixodes</i> , %	Всего собрано клещей, экз.
		<i>I. pavlovskyi</i>	<i>I. persulcatus</i>		
21.05.2017	г. Новосибирск (Академгородок)	233	23	91.0	259*
24.05.2017	Автотрасса Бердск–Новосибирск	124	29	81.0	158*
20.06.2018	г. Красноярск (пос. Овинный)	26	84	23.6	110
25.05.2019	г. Красноярск (пос. Овинный)	28	91	23.5	120*
21.05.2020	г. Красноярск (пос. Овинный)	58	89	39.5	147
27.05.2021	г. Красноярск (пос. Овинный)	67	89	42.9	156
Итого		536	405	57.0	950*

*В сборах, кроме клещей рода *Ixodes*, единично присутствуют *Dermacentor reticulatus*.

Обследованные биотопы в пригородах Новосибирска (Академгородок) и вдоль автотрассы Бердск–Новосибирск ранее описаны в научных публикациях и представлены березово-сосновыми борами с включением осины (Ливанова и др., 2011, 2012; Малькова и др., 2012; Чичерина и др., 2015).

Участок массовой встречаемости *I. p. occidentalis* в окрестностях пос. Овинный (Красноярский край) находится в 8 км от административного центра субъекта. Сбор клещей на этом участке проходил вдоль дороги и троп через березово-осиновый лес с включениями сосны среди густой травяной растительности. Доля вида (имаго) в течение четырех лет наблюдений в период максимальной активности представителей рода *Ixodes* колебалась от 23.5±3.89 до 47.6±4.12% (табл. 1). Число имаго *I. p. occidentalis* составляло в сборах от 26 до 67 особей. Подтверждение в течение четырех лет обитания половозрелых *I. p. occidentalis* вблизи пос. Овинный позволяет считать доказанным факт формирования на этой территории самостоятельной группировки (популяции) этого вида иксодовых клещей.

Видовая диагностика иксодовых клещей проведена по определителям (Померанцев, 1950; Филиппова, 1977; Якименко и др., 2013). Кроме уже упомянутых двух представителей рода *Ixodes* в сборах с растительности единично регистрировали *Dermacentor reticulatus* (Fabricius, 1794).

Строение наружного скелета имаго анализировали с использованием стереомикроскопов в отраженном свете (увеличение $\times 80$, МС-2 «Биомед» и $\times 84$, МБС-10, ЛОМО, Россия). Классификация выявляемых аномалий дана в соответствии со схемой типизации, разработанной Алексеевым с соавторами при описании изменчивости экзоскелета *I. persulcatus* и *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) (Alekseev, Dubinina, 1996; Zharkov et al., 2000; Dubinina et al., 2004; Алексеев и др., 2008). За норму строения (морфологический стандарт) принимали фенотип, присущий большинству особей изучаемого подвида, соответственно все отклонения от нормы называли аномалиями или нарушениями строения экзоскелета.

Всего проанализировано строение экзоскелета 293 самок и 243 самцов *I. p. occidentalis*, собранных на территории Западной и Восточной Сибири.

Статистическая обработка материала выполнена стандартными методами вариационной статистики (Елисеева, Юзбашев, 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По оценке специалистов участки повышенной встречаемости *I. p. occidentalis* в окрестностях ряда городов Западной Сибири (г. Томск, г. Новосибирск, г. Бердск), сформировались в конце XX – начале первого десятилетия XXI века (Романенко, 2011; Ливанова и др., 2011, 2012; Малькова и др., 2012; Чичерина и др., 2015). В пригородах Кемерово *I. p. occidentalis* регистрировали уже в 70-х годах XX века (Чигирик и др., 1974). Зона симпатрии с высокой долей этого вида в окрестностях г. Красноярска, вероятно, возникла в последние 5–7 лет, так как в предшествующие годы *I. p. occidentalis* на территории Красноярского края и других субъектов Восточной Сибири никогда и нигде в массовом количестве не регистрировали (Емельянова, Захлебная, 1969; Опыт создания ..., 1974; Хазова, 2007; Якименко и др., 2013; Филиппова, 2017).

При описании морфологической изменчивости экзоскелета имаго *I. p. occidentalis* данные по отдельным точкам и годам для каждого пола представлены в суммированном виде (табл. 2 и 3). Такой подход позволяет выявить типы наиболее распространенных нарушений строения тела и сравнить их встречаемость у этого вида с данными по *I. persulcatus* (Никитин, Морозов, 2016, 2017а; Nikitin, Morozov, 2017) и *I. p. pavlovskiyi*, особи которых были собраны нами на о-ве Русский (Приморский край).

У самок *I. p. occidentalis* зарегистрировано шесть типов аномалий строения экзоскелета (табл. 2). Наиболее часто встречается нарушение, которое названо «шагреновая кожа» (P9): фенотип с конгломератом выпуклостей и вдавлений на скутуме (рис. 1д). Строение особи без аномалий скутума приведено на рис. 1а. Именно аномалия P9 наиболее распространена в гемипопуляциях *I. persulcatus* (Никитин, Морозов, 2016, 2017а, 2017б), а также у особей из восточной части ареала *I. pavlovskiyi*.

Аномалия P9 зарегистрирована у 34 самок *I. p. occidentalis*, что составляет $11.6 \pm 1.87\%$ от всех исследованных особей, или $77.3 \pm 6.32\%$ от числа клещей, имеющих нарушения строения тела. У самок *I. persulcatus* аномалия P9 наблюдается в гемипопуляциях азиатской части России с частотой от 17.8 ± 1.58 до $47.6 \pm 4.12\%$. Таким образом, частота аномалии P9 у самок *I. p. occidentalis* близка к нижней границе проявления этого фенотипа у имаго таежного клеща, но значительно выше, чем у самок *I. p. pavlovskyi* ($2.1 \pm 0.68\%$ из 437 исследованных особей).

Таблица 2. Встречаемость аномалий экзоскелета в выборках самок *Ixodes pavlovskyi occidentalis* (2017–2021 гг.)

Table 2. The incidence of abnormalities of the exoskeleton in the samples of male *Ixodes pavlovskyi occidentalis* (2017–2021)

Тип нарушения экзоскелета (обозначение типов аномалий по: Алексеев и др., 2008)	Число самок с аномалией, экз.	Встречаемость аномалии, % ($\bar{X} \pm m$)
Вмятина слева за цервикальной бороздой (P6)	2	0.7 ± 0.48
Парные вдавления на одной из сторон скутума (P7)	8	2.7 ± 0.95
Одиночное вдавление на одной из сторон скутума (P8)	4	1.4 ± 0.68
Неровная поверхность скутума (P9)	34	11.6 ± 1.87
Нарушение развития, затрагивающее одновременно два или более члеников одной ноги (P22)	1	0.3 ± 0.34
Разрастание хитина	1	0.3 ± 0.34
Самки с двумя аномалиями	4	1.4 ± 0.68
Всего проанализировано самок	293	–
Всего особей с аномалиями	44	15.0 ± 2.09
Число типов аномалий	6	–

Вторая по встречаемости у самок *I. p. occidentalis* является аномалия P7 – парные симметричные вдавления на обеих сторонах скутума (табл. 2). Она выявлена у 8 особей ($2.7 \pm 0.95\%$ от числа исследованных). Кроме перечисленных, зарегистрированы две самки с аномалией P6 – двойными вдавлениями с одной стороны скутума и одна самка с аномалией P22 – нарушением развития члеников ног, а также четыре самки с P8 – одиночным вдавлением скутума. У одной самки наблюдали разрастание хитина скутума. Такая аномалия не включена в схему типизации, используемую нами при описании нарушений строения тела имаго иксодовых клещей (Алексеев и др., 2008).

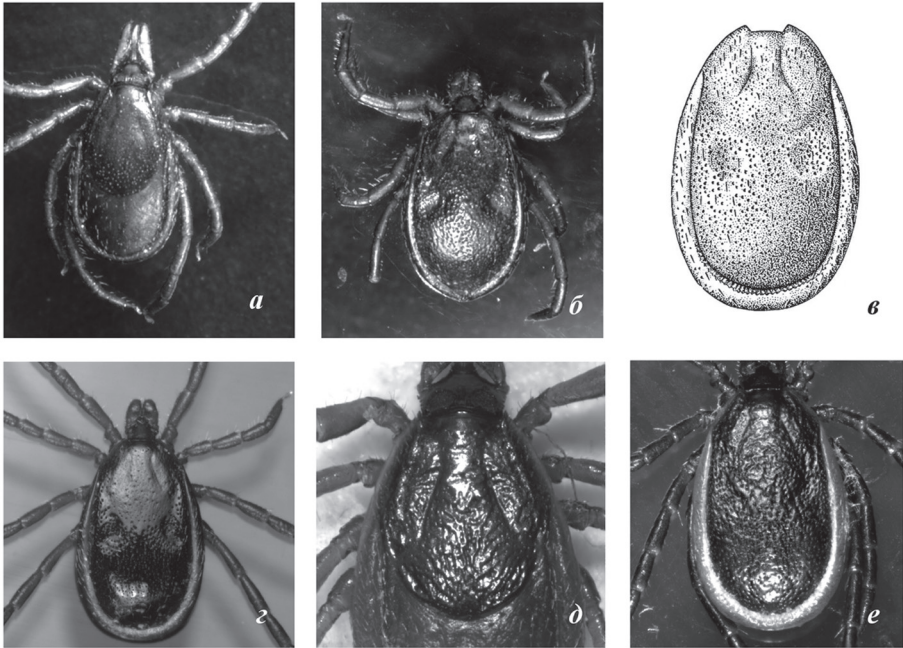


Рисунок 1. Примеры аномалий экзоскелета, регистрируемых у *Ixodes pavlovskyi occidentalis*. Обозначения нарушений строения приведены по Алексеев и др., 2008: *а* – самка *I. p. occidentalis* без аномалий (Восточный Казахстан, 1968); *б* – самец *I. p. occidentalis* без аномалий (Восточный Казахстан, 1968); *в* – внешний вид спинной поверхности самцов *I. pavlovskyi* (Таежный клещ ..., 1985); *г* – самец *I. p. occidentalis*, хорошо видны парные вдавления на конскутуме (Новосибирск, 2017); *д* – самка *I. p. occidentalis* с аномалией скутума P9 – «шагреньевая кожа» (Новосибирск, 2017); *е* – самец *I. p. occidentalis* с аномалией P9 на конскутуме (Красноярск, 2018). Экземпляры *а*, *б* определены и любезно предоставлены Н.А. Филипповой (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) для коллекции Иркутского научно-исследовательского противочумного института.

Figure 1. Examples of exoskeleton anomalies recorded in *Ixodes pavlovskyi occidentalis*. Designations of structural disorders are given according to the work of Alekseev et al. (2008): *a* – female *I. p. occidentalis* without abnormalities (East Kazakhstan, 1968); *b* – male *I. p. occidentalis* without abnormalities (East Kazakhstan, 1968); *v* – drawing of covers of the dorsal surface of males of *I. pavlovskyi* (Taiga tick..., 1985); *z* – male *I. p. occidentalis* with clearly visible paired indentations on the conscutum (Novosibirsk, 2017); *d* – female *I. p. occidentalis* with scutum anomaly P9 – “shagreened skin” (Novosibirsk, 2017); *e* – male *I. p. occidentalis* with P9 anomaly on the conscutum (Krasnoyarsk, 2018). Specimens *a*, *b* (from East Kazakhstan, 1968) identified and kindly provided by N.A. Filippova (Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg) for the collection of the Irkutsk Research Antiplague Institute.

У 44 из 293 исследованных самок *I. p. occidentalis* ($15.0 \pm 2.09\%$) выявлено шесть типов аномалий экзоскелета. Это существенно меньше, чем у *I. persulcatus* в гемипопуляциях азиатской части России (Никитин, Морозов, 2016), но статистически достоверно больше ($P < 0.001$), чем у самок *I. p. pavlovskiyi* ($5.5 \pm 1.09\%$ из 437 исследованных).

Известно, что у самок *I. persulcatus* у одной особи могут быть одновременно две или очень редко три аномалии экзоскелета (Панова, 2011; Никитин, Морозов, 2016). В нашей выборке самок *I. p. occidentalis* у четырех особей ($1.4 \pm 0.68\%$) отмечено по два нарушения строения тела: три особи с P9+P6 и одна особь с P9+P7. Интересно, что встречаемость самок с аномалиями строения тела несколько выше в сборах иксодовых клещей, проведенных вдоль автотрассы Новосибирск–Бердск, и меньше у особей из пригородов Красноярска, что может отражать степень антропогенного воздействия.

В выборке из 243 самцов *I. p. occidentalis* выявлено четыре типа аномалий экзоскелета (табл. 3). Как и у особей *I. p. pavlovskiyi*, большинство исследованных самцов *I. p. occidentalis* на поверхности идиосомы имели в задней части парные вдавления (рис. 1б–1з). В определителе Филипповой (1977) и монографии (Таежный клещ ..., 1985) изображена идиосома самца *I. p. pavlovskiyi* с парными вдавлениями (рис. 1в). Судя по фотографии особи, происходящей из западной части ареала вида (рис. 1з), можно считать, что рассматриваемый признак идентичен аномалии, выявляемой у самцов *I. persulcatus* (Алексеев и др., 2008; Никитин, Морозов, 2017а; Nikitin, Morozov, 2017). Вместе с тем, частота регистрации и форма вмятин у двух родственных видов различаются. У *I. p. occidentalis*, как и у *I. p. pavlovskiyi*, вмятины наблюдаются на конскутуме абсолютного большинства самцов (отсутствие признака выявлено у $3.7 \pm 1.21\%$ особей). Именно поэтому уже в начале работ по доказательству валидности вида *I. pavlovskiyi* было приведено изображение этих вмятин (рис. 1в) (Филиппова, 1977; Таежный клещ ..., 1985). Следовательно, у *I. pavlovskiyi* данный фенотип должен рассматриваться как норма. У *I. persulcatus* фенотип с парными вдавлениями на конскутуме в гемипопуляциях из азиатской части России регистрировали у $16.4 \pm 0.72\%$ самцов (Никитин, Морозов, 2017а). Форма вдавлений у *I. persulcatus* чаще всего выглядит как аккуратные округлые, симметричные ямки, с почти не нарушенной внутри них пунктировкой. У *I. pavlovskiyi* парные вдавления обычно имеют форму широких треугольников с неправильными очертаниями и нарушенной пунктировкой (рис. 1б, 1з, 1е).

Таблица 3. Встречаемость аномалий экзоскелета в выборках самцов *Ixodes pavlovskiy occidentalis* (2017–2021 гг.)

Table 3. Occurrence of exoskeleton abnormalities in samples of male *Ixodes pavlovskiy occidentalis* (2017–2021)

Тип нарушения экзоскелета самцов (обозначение типов аномалий по: Алексеев и др., 2008)	Число самцов с аномалией, экз.	Встречаемость аномалии, % ($\bar{X} \pm m$)
Неровная поверхность скутума (P9)	4	1.6±0.82
Одиночные вдавления на конскутуме (P12)	1	0.4±0.41
Деформация краевого валика, которая может сопровождаться вмятинами на конскутуме (P14)	2	0.8±0.58
Деформация вентральных щитков (P15)	1	0.4±0.41
Самцы с двумя аномалиями	0	0
Всего проанализировано самцов	243	–
Всего самцов с аномалиями	8	3.3±1.15
Число типов аномалий	4	–

Самым распространенным нарушением экзоскелета самцов *I. p. occidentalis*, как и самок, является аномалия P9: зарегистрирована у четырех клещей, что составляет 1.6±0.82% от числа исследованных самцов, или 50.0±17.7% от числа самцов, имеющих отклонения в строении (табл. 3; рис. 1e).

Второй по встречаемости аномалией у самцов *I. p. occidentalis* является изменение формы задней части тела (P14) – зарегистрировано два самца (0.8±0.58% от числа исследованных). Кроме того, выявлено по одной особи с аномалией P12 – вдавлением на конскутуме и аномалией P15 – деформацией вентральных щитков.

Всего самцов, имеющих нарушения строения экзоскелета, зарегистрировано восемь (3.3±1.15%). Имаго с двумя аномалиями одновременно отсутствовали.

Доля самцов *I. p. occidentalis* с аномалиями экзоскелета ниже, чем самок. Это также характерно для *I. p. pavlovskiy* и *I. persulcatus* (Никитин, Морозов, 2017б).

Встречаемость самцов *I. p. occidentalis* с аномалиями экзоскелета существенно меньше, чем в большинстве гемипопуляций *I. persulcatus* азиатской части России (Никитин, Морозов, 2017а, 2017б), но статистически достоверно не отличается от доли аномальных имаго у *I. p. pavlovskiy* (1.6±0.66% из 366 исследованных).

Таким образом, наблюдается значительное сходство по типам выявляемых аномалий в популяциях *I. persulcatus*, *I. ricinus* (Алексеев и др., 2008), а также *I. pavlovskiyi*. Это хорошо прослеживается по наиболее распространенным аномалиям экзоскелета: Р9 – преобладает в гемипопуляциях самок всех трех видов клещей; парные вдавления на конскутуме самцов для *I. pavlovskiyi* являются нормой строения тела, а для *I. persulcatus* и *I. ricinus* – часто встречаемыми нарушениями развития экзоскелета.

Следует подчеркнуть и определенное сходство частоты регистрации аномалий у представителей рода *Ixodes* в зависимости от климата в районе исследований. Ранее показано, что с увеличением географической широты (ростом континентальности климата) в популяциях *I. persulcatus* наблюдается увеличение доли взрослых особей с аномалиями экзоскелета (Панова, 2011; Никитин, Морозов, 2016, 2017а, 2017б). Не-что подобное проявляется и у *I. pavlovskiyi*: в гемипопуляциях подвида, обитающего в более высоких широтах (*I. p. occidentalis* с территории Сибири), выявлено больше взрослых самцов и самок с аномалиями экзоскелета, чем среди особей из более южных районов (*I. p. pavlovskiyi*, собранных на о-ве Русский, Приморский край).

Следовательно, изменчивость экзоскелета самок и самцов изученных представителей рода *Ixodes* характеризуется гомологией по типам аномалий, которые могут проявляться с разной частотой на уровне видов, подвигов и популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.Н., Дубинина Е.В., Юшкова О.В. 2008. Функционирование паразитарной системы «клещ–возбудители» в условиях усиливающегося антропогенного пресса. СПб., Инсанта, 146 с. [Alekseev A.N., Dubinina E.V., Yushkova O.V. 2008. Functioning of the “ticks–pathogens” parasitic system under the influence of increasing anthropogenic pressing. St. Petersburg, Insanta, 146 pp. (in Russian)].
- Бардимашвили Э.А. 1997. Надсемейство Ixodoidea. Кадастр генетического фонда Кыргызстана. Бишкек, 2: 112–113. [Bardzimashvili E.A. 1997. Superfamily Ixodoidea. Cadastre of the genetic Fund of Kyrgyzstan. Bishkek, 2: 112–113. (in Russian)].
- Болотин Е.И., Колонин Г.В., Киселев А.Н., Матюшина О.А. 1977. Распространение и экология *Ixodes pavlovskiyi* (Ixodidae) в Сихотэ-Алине. Паразитология 11 (3): 225–229. [Bolotin E.I., Kolonin G.V., Kiselev A.N., Matjushina O.A. 1977. The distribution and ecology of *Ixodes pavlovskiyi* (Ixodidae) on Sykhote-Alin. Parazitologiya 11 (3): 225–229. (in Russian)].
- Гордейко Н.С. 2019. Клещи семейства Ixodidae Приморья: типы населения, паразито–хозяйные связи, инфицированность патогенами (на примере материковых и островных сообществ). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 22 с. [Gordeyko N.S. 2019. Ticks of the family Ixodidae of Primorye: population types, parasite-host relationships, infection with pathogens (on the example of mainland and island communities). Abstract of the dissertation of the candidate of biological Sciences. Irkutsk, 22 pp. (in Russian)].

- Елисеева И.И., Юзбашев М.М. 2004. Общая теория статистики: учебник. М., Финансы и статистика, 656 с. [Yeliseyeva I.I., Yuzbashev M.M. 2004. General Theory of Statistics. Moscow, Finance and Statistics, 656 pp. (in Russian)].
- Емельянова Н.Д., Захлебная О.Д. 1969. Некоторые данные об эктопаразитах Центральной части Восточного Саяна. Доклады научно-исследовательского противочумного института. 8: 287–289. [Emelyanova N.D., Zakhlebnyaya O.D. 1969. Some data on ectoparasites of the Central part of the Eastern Sayan. Reports of the Irkutsk Anti-Plague Institute 8: 287–289. (in Russian)].
- Ефимова А.Р., Дроздова О.М. 2017. Эпидемиологическая характеристика сочетанного природного очага иксодового клещевого боррелиоза и клещевого энцефалита в Кемеровской области. Эпидемиология и вакцинопрофилактика 16 (2): 70–75. [Efimova A.R., Drozdova O.M. 2017. Epidemiological characteristic of combined natural focus of Lyme borreliosis and tick-borne encephalitis in Kemerovo region. Epidemiology and Vaccinal Prevention 16 (2): 70–75. (in Russian)].
- Колонин Г.В. 1986. Материалы по фауне иксодовых клещей юга Приморского края. Паразитология 20 (1): 15–18. [Kolonin G.V. 1986. Materials on the fauna of Ixodid ticks in the South of the Primorye territory. Parazitologiya 20 (1): 15–18. (in Russian)]
- Коренберг Э.И., Помелова В.Г., Осин Н.С. 2013. Природноочаговые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами. М., Комментарий, 464 с. [Korenberg E.I., Pomelova V.G., Osin N.S. 2013. Natural focal infections transmitted by Ixodid ticks. Moscow, Comment, 464 pp. (in Russian)].
- Ливанова Н.Н., Ливанов С.Г., Панов В.В. 2011. Особенности распределения клещей *Ixodes persulcatus* и *Ixodes pavlovskiy* на границе лесной и лесостепной зон Приобья. Паразитология 45 (2): 94–103. [Livanova N.N., Livanov S.G., Panov V.V. 2011. Features of distribution of *Ixodes persulcatus* and *Ixodes pavlovskiy* ticks on the border of forest and forest-steppe zones of the Ob region. Parazitologiya 45 (2): 94–103. (in Russian)].
- Ливанова Н.Н., Тикунова Н.В., Ливанов С.Г., Фоменко Н.В. 2012. Определение видовой принадлежности клещей *Ixodes persulcatus* и *Ixodes pavlovskiy occidentalis* (Ixodidae) на основании результатов анализа фрагментов гена COI (цитохромоксидазы I). Паразитология 46 (5): 340–349. [Livanova N.N., Tikunova N.V., Livanov S.G., Fomenko N.V. 2012. Identification of *Ixodes persulcatus* and *Ixodes pavlovskiy occidentalis* (Ixodidae) by the analysis of the gene fragment COI (Cytochrome Oxidase Subunit I). Parazitologiya 46 (5): 340–349. (in Russian)].
- Малькова М.Г., Якименко В.В., Танцев А.К. 2012. Изменение границ ареалов пастбищных иксодовых клещей рода *Ixodes* Latr., 1795 (Parasitiformes, Ixodidae) на территории Западной Сибири. Паразитология 46 (5): 369–383. [Malkova M.G., Yakimenko V.V., Tancev A.K. 2012. Changes in the ranges of pasture Ixodid ticks of the genus *Ixodes* Latr., 1795 (Parasitiformes, Ixodinae) in Western Siberia. Parazitologiya 46 (5): 369–383. (in Russian)].

- Морозов И.М., Алексеев А.Н., Дубинина Е.В., Никитин А.Я., Мельникова О.В., Андаев Е.И. 2015. Полиморфизм фенотипической структуры популяции таежного клеща и его эпидемиологическое значение. *Медицинская паразитология и паразитарные болезни* 3: 42–45. [Morozov I.M., Alekseev A.N., Dubinina N.V., Nikitin A.Ya., Melnikova O.V., Andaev E.I. 2015. Polymorphism of the phenotypic structure of the taiga tick population and its epidemiological significance. *Medical parasitology and parasitic diseases* 3: 42–45. (in Russian)].
- Никитин А.Я., Морозов И.М. 2016. Аномалии экзоскелета самок в популяциях таежного клеща азиатской части России. *Паразитология* 50 (5): 395–403. [Nikitin A.Ya., Morozov I.M. 2016. Exoskeleton anomalies in tick females from populations of the Asian part of Russia. *Parazitologiya* 50 (5): 395–403. (in Russian)].
- Никитин А.Я., Морозов И.М. 2017а. Аномалии экзоскелета самцов в популяциях таежного клеща азиатской части России. *Паразитология* 51 (1): 39–44. [Nikitin A.Ya., Morozov I.M. 2017a. Exoskeleton anomalies in tick males from populations of the Asian part of Russia. *Parazitologiya* 51 (1): 39–44. (in Russian)].
- Никитин А.Я., Морозов И.М. 2017б. Географическая изменчивость экзоскелета таежного клеща. *Медицинская паразитология и паразитарные болезни* 3: 28–32. [Nikitin A.Ya., Morozov I.M. 2017b. Geographical variability of the taiga tick exoskeleton. *Medical parasitology and parasitic diseases* 3: 28–32. (in Russian)].
- Опыт создания карты иксодовых клещей Азиатской России. 1974. / Прохоров Б.Б. (ред.). Иркутск, Институт географии Сибири и Дальнего Востока СО РАН, 84 с. [Experience in creating a map of Ixodid ticks in Asiatic Russia. 1974. Prokhorov B.B. (ed.). Irkutsk, Institute of Geography of Siberia and the Far East of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 84 pp. (in Russian)].
- Панова Т.С. 2011. Экологические и морфологические особенности популяций таежного клеща в контрастных условиях обитания (на примере территорий юга и севера Иркутской области). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 19 с. [Panova T.S. 2011. Ecological and morphological features of taiga tick populations in contrasting habitat conditions (on the example of the territories of the south and north of the Irkutsk region). Abstract of the dissertation of the candidate of biological Sciences. Irkutsk, 19 pp. (in Russian)].
- Первомайский Г.С. 1954. Изменчивость пастбищных клещей (Acarina, Ixodidae) и значение её для систематики. *Труды Всесоюзного энтомологического общества* 44: 62–201. [Pervomaisky G.S. 1954. Variability of pasture ticks (Acarina, Ixodidae) and its significance for taxonomy. *Proceedings of the All-Union Entomological Society* 44: 62–201. (in Russian)].
- Померанцев Б.И. 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae). *Фауна СССР. Паукообразные. М.–Л., АН СССР*, 4 (2), 224 с. [Pomerancev B.I. 1950. Ixodid ticks (Ixodidae). *Fauna of the USSR. Arachnoidea. Moscow – Leningrad, Publishing house of the USSR Academy of Sciences, Vol. 4, Issue 2, 224 pp. (in Russian)].*
- Романенко В.Н. 2011. Многолетняя динамика численности и видового состава иксодовых клещей (Ixodidae) на антропогенно нарушенных и естественных территориях. *Паразитология*, 45 (5): 384–391. [Romanenko V.N. 2011. Long-term dynamics of abundance and species composition of Ixodid ticks (Ixodidae) in anthropogenically disturbed and natural areas. *Parasitology* 45 (5): 384–391. (in Russian)].

- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение. 1985. / Филиппова Н.А. (ред.). Л., Наука, 416 с. [Taiga tick *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Morphology, systematics, ecology, medical significance. 1985. / Filippova N.A. (ed.). Leningrad, Nauka, 416 pp. (in Russian)].
- Ушакова Г.В., Филиппова Н.А. 1968. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). II. К экологии *I. pavlovskyi* Pom. в Восточном Казахстане. Паразитология, 2 (4): 334–338. [Ushakova G.V., Filippova N.A. 1968. On the species of the group *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). II. To the ecology of *I. pavlovskyi* Pom. in Eastern Kazakhstan. Parazitologiya 2 (4): 334–338. (in Russian)].
- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи. Подсемейство Ixodinae. Фауна СССР. Паукообразные. Л., Наука, 4 (4), 396 с. [Filippova N.A. 1977. Ixodid ticks. Subfamily Ixodinae. Fauna of the USSR. Arachnoidea. Leningrad, Nauka, Vol. 4, Issue 4, 396 pp. (in Russian)].
- Филиппова Н.А. 2017. История ареала у иксодовых клещей (Acarina, Ixodidae) –переносчиков возбудителей природноочаговых болезней как один из факторов формирования их внутривидового биоразнообразия. Энтомологическое обозрение 96 (1): 157–184. [Filippova N.A. 2017. The history of the range of Ixodid ticks (Acarina, Ixodidae) – carriers of pathogens of natural focal diseases as one of the factors in the formation of their intraspecific biodiversity. Entomological review 96 (1): 157–184. (in Russian)].
- Филиппова Н.А., Панова И.В. 1998. Географическая изменчивость всех активных фаз онтогенеза как основа для оценки внутривидовой таксономической структуры *Ixodes pavlovskyi* (Ixodidae). Паразитология 32(5): 396–411. [Filippova N.A., Panova I.V. 1998. Geographical variability of all active phases of ontogeny as a basis for evaluating the intraspecific taxonomic structure of *Ixodes pavlovskyi* (Ixodidae). Parazitologiya 32 (5): 396–411. (in Russian)].
- Филиппова Н.А., Ушакова Г.В. 1967. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Ixodidae, Parasitiformes). *I. pavlovskyi* Pom. в Восточном Казахстане: переписание самки и описание самца. Паразитология 1 (4): 269–278. [Filippova N.A., Ushakova G.V. 1967. About the species of the *Ixodes persulcatus* group (Ixodidae, Parasitiformes). I. *I. pavlovskyi* Pom. in Eastern Kazakhstan; re-description of the female and description of the male. Parazitologiya 1 (4): 269–278. (in Russian)].
- Хазова Т.Г. 2007. Эколого-паразитологическая характеристика природных очагов клещевого энцефалита в Красноярском крае. Бюллетень СО РАМН 126 (4): 94–99. [Khazova T.G. 2007. Ecological and parasitological characteristics of natural foci of tick-borne encephalitis in the Krasnoyarsky Krai. Bulletin of the Siberian Branch of Russian Academy of Medical Sciences 126 (4): 94–99. (in Russian)].
- Чигирик Е.Д., Селютина И.А., Бирюкова М.Т., Бирюкова М.Т., Истраткина С.В. 1974. Обнаружение очагов высокой численности клещей *Ixodes pavlovskyi* Pom. (Parasitiformes, Ixodidae) и спонтанная зараженность их вирусом клещевого энцефалита. Паразитология 8 (2): 181–182. [Chigirik E.D., Selyutina I.A., Biryukova M.T., Istratkina S.V. 1974. The finding of a foci of great abundance of ticks *Ixodes pavlovskyi* Pom. (Parasitiformes, Ixodidae) and their spontaneous infection with the tick-borne encephalitis virus. Parazitologiya 8 (2): 181–183. (in Russian)].

- Чичерина Г.С., Морозова О.В., Панов В.В., Романенко В.Н., Бахвалов С.А., Бахвалова В.Н. 2015. Сравнительный анализ зараженности голодных иксодовых клещей *Ixodes pavlovskiyi* Pomerantsev 1946 и *Ixodes persulcatus* Schulze вирусом клещевого энцефалита в зоне симпатрии их ареалов. Эпидемиология и инфекционные болезни 20 (1): 20–26. [Chicherina G.S., Morozova O.V., Panov V.V., Romanenko V.N., Bakhvalov S.A., Bakhvalova V.N. 2015. Comparative analysis of the tick-borne encephalitis virus (TBEV) infection of unfed adult Ixodid ticks *Ixodes pavlovskiyi* Pomerantsev 1946 and *Ixodes persulcatus* Schulze in the area of sympatria of their natural habitats. Epidemiology and Infectious Diseases 20 (1): 20–26. (in Russian)]. DOI: 10.17816/EID40837
- Щучинова Л.Д. 2014. Встречаемость иксодовых клещей с аномалиями экзоскелета и их зараженность вирусом клещевого энцефалита в Республике Алтай. Российский паразитологический журнал 2: 18–21. [Sshuchinova L.D. 2014. Occurrence of Ixodid ticks with exoskeleton anomalies and their infection with tick-borne encephalitis virus in the Altai Republic. Russian Journal of Parasitology 2: 18–21. (in Russian)].
- Якименко В.В., Малькова М.Г., Шпынов С.Н. 2013. Иксодовые клещи Западной Сибири: фауна, экология, основные методы исследования. Омск, Изд-во ООО ИЦ «Омский научный вестник», 240 с. [Yakimenko V.V., Malkova M.G., Shpynov S.N. 2013. Ixodid ticks of Western Siberia: fauna, ecology, main research methods. Omsk, Publishing house Omsk scientific Bulletin, 240 pp. (in Russian)].
- Alekseev A.N., Dubinina H.V. 1996. Some aspects of mite (Oppiidae) and tick (Ixodidae) pathology as a result of antropogenic pressure. Acarology 7: 117–120.
- Chitimia-Dobler L., Bestehorn M., Bröker M., Borde J., Moleaanyi T., Adersen N.S., Pfeffer M., Dobler G. 2017. Morphological anomalies in *Ixodes ricinus* and *Ixodes inopinatus* collected from tick-borne encephalitis natural foci in Central Europe. Experimental and Applied Acarology 72: 379–397.
- Dubinina H.V., Alekseev A.N., Svetashova E.S. 2004. New *Ixodes ricinus* tick populations appearing as a result of, and tolerant to, cadmium contamination. Russian Journal of Acarology 12 (2): 141–149.
- Korenberg E.I., Nefedova V.V., Romanenko V.N., Gorelova N.B. 2010. The tick *Ixodes pavlovskiyi* as a host of spirochetes pathogenic for humans and its possible role in the epizootiology and epidemiology of borrelioses. Vector borne zoonotic diseases 19 (5): 453–458.
- Nakao M., Miyamoto K., Kitaoka S. 1992. A new record of *Ixodes pavlovskiyi* Pomerantzev from Hokkaido, Japan (Acari: Ixodidae). Japan Journal Sanitary Zoology 43 (3): 229–234.
- Nikitin A.Ya., Morozov I.M. 2017. Exoskeleton anomalies in Taiga tick males from populations of the Asian part of Russia. Entomological Review 97 (2): 251–254.
- Romanenko V., Leonovich S., Shcherbakov M. 2016. Horizontal migrations of the tick *Ixodes pavlovskiyi* toward a pedestrian walkway in an urban biotope (Tomsk, Western Siberia). Ticks and Tick-borne diseases 7: 1035–1043.
- Zharkov S.D., Dubinina H.V., Alekseev A.N., Jensen P.M. 2000. Anthropogenic pressure and changes in *Ixodes* tick populations in the Baltic region of Russia and Denmark. Russian Journal of Acarology 8: 137–141.

EXOSKELETAL ANOMALIES IN *IXODES PAVLOVSKYI OCCIDENTALIS*
(PARASITIFORMES, IXODIDAE)

A. Ya. Nikitin, Yu. A. Verzhutskaya, I. M. Morozov,

A. B. Timoshkin,

V. V. Panov, V. Yu. Kolesnikova

Keywords: anomalies of the exoskeleton, *Ixodes pavlovskyi*, population structure

SUMMARY

The types of exoskeletal abnormalities and their frequency are described in 293 females and 243 males of *Ixodes pavlovskyi occidentalis* Filippova et Panova, 1998, collected by flagging from vegetation in the suburbs of Novosibirsk, Berdsk, and Krasnoyarsk in 2017–2021. Six types of exoskeletal abnormalities were detected in 44 females of *I. p. occidentalis* (15.0±2.09%). The most frequent damage of the scutum surface is "shagreen skin" (77.3±6.32% of the number of tick individuals with exoskeletal disorders). Four females (1.4±0.68%) were registered with two body abnormalities at the same time. Four types of abnormalities were detected in eight individuals of male *I. p. occidentalis* (3.3±1.15%), which is significantly less than in females. Most males of *I. p. occidentalis* had paired depressions on the conscutum, so this trait was considered the norm of structure in this species, whereas in *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930, this phenotype is the most common type of exoskeletal disorders. No males of *I. p. occidentalis* with two anomalies were registered. Similarity of types of exoskeleton abnormalities in *I. pavlovskyi*, *I. persulcatus* and *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) was registered. The frequency of exoskeletal disorders in females and males of *I. p. occidentalis* is less than in populations of *I. persulcatus* from the Asian part of Russia, but exceeds than in *I. p. pavlovskyi*.

Thus, the proportion of individuals with anomalies in *I. persulcatus* and *I. pavlovskyi* in populations from higher latitudes with a continental climate (Siberia) is higher than in ticks living to the South (Primorsky Territory, Russian Island).

УДК 576.895.7 + 591.9: 599

**ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ПАЗАРИТИРОВАНИЯ
POLYPLAX HANNSWRANGELI EICHLER, 1952 (ANOPLURA)
В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

© 2022 г. В. П. Стариков^{а,*}, В. Н. Кравченко^а, Е. А. Вершинин^б,
К. А. Берников^а, В. А. Петухов^а

^а Сургутский государственный университет, Институт естественных и технических наук,
пр. Ленина, 1, Сургут, 628412 Россия

^б Иркутский научно-исследовательский противочумный институт

Сибири и Дальнего Востока,
ул. Трилиссера, 78, Иркутск, 664047 Россия

* e-mail: vp_starikov@mail.ru

Поступила в редакцию 10.02.2022 г.

После доработки 02.03.2022 г.

Принята к публикации 05.03.2022 г.

Рассмотрены данные о географическом распространении и паразитировании вши *Polyplax hannswrangeli* в Западной Сибири. Паразитирование *P. hannswrangeli* отмечено на 8 видах мелких млекопитающих. Определён список видов, которые наиболее тесным образом связаны с этой вошью. Для пяти видов мелких млекопитающих (обыкновенная бурозубка, азиатский бурундук, водяная и восточноевропейская полёвки, а также полёвка-экономка), обитающих в лесной зоне Западной Сибири, прокормление *P. hannswrangeli* выявлено впервые для этого региона. В Западной Сибири *P. hannswrangeli* встречается лишь в лесотундре и лесной зоне. Установлено, что среднее обилие *P. hannswrangeli* в северной тайге Западной Сибири было в 2 раза выше, чем в лесотундре и средней тайге.

Ключевые слова: *Polyplax hannswrangeli*, Западная Сибирь, распространение, прокормители, встречаемость, обилие

DOI: 10.31857/S0031184722020065, **EDN:** FFKYGI

Вошь *Polyplax hannswrangeli* описана Eichler в 1952 г. из Силезии (Eichler, 1960). В Европе это редкий вид, известный из Польши, Франции, Чехословакии, Австрии, Белоруссии (Černý, 1959; Wegner, 1966; Mahnert, 1971; Haitlinger, 1976), Слова-

кии (Krištofik, Dudich, 2000). Большинство находок этой вши зарегистрировано на рыжей полёвке – *Clethrionomys (Myodes) glareolus* Scheber, 1780 (Beaucournu, Arzamasov, 1967; Beaucournu, 1968). Smetana (1961) в качестве её прокормителей указывал и другие виды полёвок, в частности, тёмную – *Agricola agrestis* Linnaeus, 1761, снеговую – *Chionomys nivalis* Martins, 1842, подземную – *Microtus subterraneus* Selys-Longchamps, 1838 и татранскую – *Microtus tatricus* Kratochvil, 1952. В Европе изредка в качестве хозяев *P. hannswrangeli* отмечались и землеройки (Wegner, 1966; Haitlinger, 2007). Эпидемиологическое значение этой вши не установлено (Beaucournu, 1968).

В России известные нам находки *P. hannswrangeli* сосредоточены в азиатской части страны (Волков и др., 1978; Никулина, 1978, 1981). Авторы указывали эту вошь для Северо-Восточного Забайкалья (Хабаровский край, Читинская и Амурская области). В этой части ареала численность *P. hannswrangeli* сравнительно низкая, существенно ниже *Hoplopleura acanthopus* (Burmeister, 1839). Тем не менее, эта вошь и здесь имеет широкий круг прокормителей. Так, в Читинской области (Никулина, 1978) в небольшом количестве она встречалась на крупнозубой, средней и бурой бурозубках (*Sorex daphaenodon* Thomas, 1907, *S. caecutiens* Laxmann, 1788, *S. roboratus* Hollister, 1913). Однако 99.2 % вшей этого вида снято с грызунов (в порядке убывания): полёвки – эконома (*Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776), красная (*Myodes rutilus* Pallas, 1779), красносера (*Craseomys rufocanus* Sundevall, 1846), Максимовича (*Alexandromys maximowiczii* Schrank, 1859), а также лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1844). Отмечается также паразитирование *P. hannswrangeli* на мелких млекопитающих в ряде районов Якутии (Плеснивецова, 1982; Жовтый, Плеснивецова, 1986; Мордосов, Прокопьев, 2013).

В Западной Сибири первые сведения по этому виду вшей получены в 1980-х годах XX в. Ельшин (1983) для мелких млекопитающих лесотундры указал 6 видов вшей (определение В.Н. Зарубиной), в том числе *P. hannswrangeli*. На долю этого вида приходилось 46 % от всех учтённых вшей (Ельшин, 1987). Вошь *P. hannswrangeli* в условиях лесотундры преимущественно паразитировала на красной полёвке, а также встречалась на тёмной полёвке и полёвке Миддендорфа (*Alexandromys middendorffii* Poliakov, 1881). В тундре вошь *P. hannswrangeli* на мелких млекопитающих не зарегистрирована (Ельшин, 1983). В более южных широтах Западной Сибири, несмотря на специальные исследования по этой группе паразитических членистоногих (Попов, 1977; Иголкин, 1978; Стариков и др., 1988; Starikov, Kravchenko, 2021), вошь *P. hannswrangeli* также не регистрировалась. Начиная с 2008 г. по настоящее время основное внимание мы сосредоточили на изучении состава паразитофауны мелких млекопитающих в лесной зоне Западной Сибири. На этой территории ранее было известно 6 видов вшей: *Hoplopleura acanthopus* (Burmeister, 1839), *H. affinis* (Burmeister, 1839),

H. longula (Neumann, 1909), *Polyplax serrata* (Burmeister, 1839), *P. borealis* Ferris, 1933 и *P. spinigera* (Burmeister, 1839) (В.М. Попов, 1953; В.В. Попов, 1977; Иголкин, 1978). Наши исследования в Среднем Приобье (средняя тайга) позволили дополнить этот список ещё одним видом – *Polyplax hannswrangeli* (Starikov et al., 2021). Кроме этого, анализ просмотра коллекции вшей музея Зоологического института РАН аспиранткой В.Н. Кравченко дал возможность добавить ещё один вид, встречающийся в лесной зоне Западной Сибири, – *Enderleinellus tamiasis* Fahrenholz, 1916. Эта специфическая вошь азиатского бурундука (*Eutamias sibiricus* Laxmann, 1769) обнаружена в 1927 г. близ посёлка Саранпауль Берёзовского р-на Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (современное название округа). Правильность определения этой вши установлена Д.И. Благовещенским. Таким образом, на данный момент в лесной зоне Западной Сибири встречаются представители 8 видов вшей мелких млекопитающих. Из них, несомненно, наименее изучены география и паразитирование вши *P. hannswrangeli*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 2008–2021 гг. на территории Ханты-Мансийского автономного округа – Югры. В средней тайге это были окрестности городов Ханты-Мансийск, Сургут, деревни Тундрино Сургутского р-на, деревни Юган Сургутского р-на, окр. г. Нижневартовск, территории заказников «Васпухольский», «Елизаровский», «Сургутский» и памятника природы «Чеускинский бор». Вши мелких млекопитающих на этих территориях представлены сравнительно широко, однако *P. hannswrangeli* регистрировался лишь на первых трёх из них. В северной тайге учёты эктопаразитов мелких млекопитающих проводили на территории природного парка «Нумто» (Белоярский р-н), заказника «Сорумский» (Белоярский р-н), заказника «Унторский» (Октябрьский р-н) и близ посёлка Саранпауль Берёзовского р-на. *P. hannswrangeli* отмечен лишь на мелких млекопитающих особо охраняемых природных территорий Белоярского р-на.

Мелких млекопитающих добывали методом ловчих канавок (Наумов, 1955), направляющих заборчиков из полиэтиленовой плёнки (Охотина, Костенко, 1974) и ловушко-линий (Кучерук, 1963). Русские и латинские названия видов млекопитающих приведены по Лисовскому с соавторами (2019). Для сбора вшей с мелких млекопитающих следовали рекомендациям Сосниной и Тихвинской (1969), а также Зарубиной (1976). Для определения видов вшей использовали определители Благовещенского (1964), Beaucournu (1968) и Зарубиной (1986). Латинские названия видов вшей приведены по Durden и Musser (1994). Всего в лесной зоне Западной Сибири учтено более 20000 особей мелких млекопитающих 26 видов, с которых снято 6263 вши четырёх видов – *Hoplopleura acanthopus* (Burmeister, 1839), *H. edentula* Fahrenholz, 1916, *H. longula* (Neumann, 1909) и *Polyplax hannswrangeli* Eichler, 1952. В работе использованы общепринятые в паразитологии индексы: индекс встречаемости – ИВ (%) и индекс обилия – ИО (экз.) (Беклемишев, 1961).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные материалы, а также литературные данные (Ельшин, 1983, 1987) позволяют утверждать, что в Западной Сибири *P. hannswrangeli* представлен в лесотундре, локально в северной и средней тайге, при этом распространяется на юг по территории, прилегающей к левобережью Средней Оби. В разных точках исследования количество прокормителей *P. hannswrangeli* варьировало от одного до четырёх (табл. 1).

Таблица 1. Заражённость мелких млекопитающих *Polyplax hannswrangeli* в лесной зоне Западной Сибири

Table 1. Small mammal infestation of *Polyplax hannswrangeli* in the forest zone of Western Siberia

Подзона	Вид	Количество зверьков		Индекс встречаемости, %	Индекс обилия, экз.	Доля <i>P. hannswrangeli</i> от всех учтённых вшей, %
		исследованных	заражённых			
Северная тайга	Природный парк «Нумто»					
	<i>Myodes rutilus</i>	145	6	4.14	0.46	69.08
	Заказник «Сорумский»					
	<i>Myodes rutilus</i>	90	8	8.88	0.10	62.50
	<i>Eutamias sibiricus</i>	9	1	11.1	0.11	
Средняя тайга	Окрестности г. Сургут					
	<i>Myodes rutilus</i>	203	1	0.49	0.005	16.23
	<i>Arvicola amphibius</i>	19	1	5.26	0.05	
	<i>Agricola agrestis</i>	87	17	19.54	0.47	
	<i>Microtus rossiaemeridionalis</i>	191	2	1.05	0.02	
	Окрестности г. Ханты-Мансийск					
	<i>Alexandromys oeconomus</i>	384	9	2.34	0.04	2.60
Окрестности деревни Тундрино Сургутского р-на						
<i>Sorex araneus</i>	184	2	1.09	0.01	1.33	
<i>Alexandromys oeconomus</i>	504	23	4.56	0.11		

В лесотундре и средней тайге отмечено доминирование вшей *H. acanthopus* либо *H. edentula*. В северной тайге более половины всех учтённых вшей приходилось на *P. hannswrangeli*. На этой территории среднее обилие *P. hannswrangeli* на мелких млекопитающих было в 2 раза выше, чем в лесотундре и средней тайге. В средней тайге вошь *P. hannswrangeli* наиболее тесно связана паразитированием с тёмной полёвкой и полёвкой-экономкой, в северной тайге и лесотундре – с красной полёвкой. Всего в Западной Сибири паразитирование *P. hannswrangeli* зарегистрировано на 8 видах мелких млекопитающих. В лесотундре это полёвки красная, тёмная и Миддендорфа. В лесной зоне в качестве прокормителей *P. hannswrangeli* впервые отмечены обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758), азиатский бурундук, полёвки водяная (*Arvicola amphibius* Linnaeus, 1758), экономка и восточноевропейская (*Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вошь *P. hannswrangeli* встречается в Евразии, имеет сравнительно широкий круг прокормителей, которыми преимущественно являются мышевидные грызуны. В Западной Сибири, как и в других частях ареала, несмотря на сравнительную редкость, её вполне можно отнести к полигостальным видам вшей, паразитирующим, как правило, на грызунах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н. 1961. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций эктопаразитов и нидиколов. Зоологический журнал 40 (2): 149–158. [Beklemishev V.N. 1961. Terminy i poniatiia, neobkhodimye pri kolichestvennom izuchenii populiatsii ektoparazitov i nidikolov. Zoologicheskii zhurnal 40 (2): 149–158. (in Russian)].
- Благовещенский Д.И. 1964. Отряд Anoplura (Siphunculata) – Вши. В кн. Бей-Биенко Г.Я. (ред.). Определитель насекомых Европейской части СССР. М.-Л., Наука, Т. 1, 324–334. [Blagoveshchenskii D.I. 1964. Otriad Anoplura (Siphunculata) – Vshi. In: G.Ia. Bei-Bienko (ed.). Opredelitel' nasekomykh Evropeiskoi chasti SSSR. Moscow-Leningrad, Nauka, Vol. 1, 324–334. (in Russian)].
- Волков В.И., Долгих А.М., Кацко В.И., Зарубина В.Н., Прасолова Н.Н. 1978. Эктопаразиты мелких млекопитающих восточной части БАМа. Паразитология 12 (6): 529–538. [Volkov V.I., Dolgikh A.M., Katsko V.I., Zarubina V.N., Prasolova N.N. 1978. Ectoparasites of small mammals from the north-eastern part of Baikal-Amur railway. Parazitologia 12 (6): 529–538. (in Russian)].
- Ельшин С.В. 1983. Вши мелких млекопитающих Северного Зауралья. В кн.: Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск, УНЦ АН СССР, 17–18. [El'shin S.V. 1983. Vshi melkikh mlekopitaiushchikh Severnogo Zaural'ia. V kn.: Informatsionnye materialy Instituta ekologii rastenii i zhivotnykh. Sverdlovsk, UNTs AN SSSR, 17–18. (in Russian)].

- Ельшин С.В. 1987. Фауна и экология вшей мелких млекопитающих севера Западной Сибири. Экология и география членистоногих Сибири (материалы VI совещания энтомологов Сибири, 22–24 января 1985 г.). Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, 227–229. [El'shin S.V. 1987. Fauna i ekologiya vshei melkikh mlekopitaiushchikh severa Zapadnoi Sibiri. Ekologiya i geografiya chlenistonogikh Sibiri (materialy VI soveshchaniia entomologov Sibiri, 22–24 ianvaria 1985 g.). Novosibirsk, Nauka, Sibirskoe otделение, 227–229. (in Russian)].
- Жовтый И.Ф., Плеснивецкая Г.Г. 1986. Эктопаразиты млекопитающих Якутии. Якутск, ЯФ ЯО АН СССР, 165 с. [Zhovtyi I.F., Plesnivtseva G.G. 1986. Ektoparazyty mlekopitaiushchikh Iakutii. Iakutsk, IaF IaO AN SSSR, 165 p. (in Russian)].
- Зарубина В.Н. 1976. Методические рекомендации по сбору и определению вшей диких млекопитающих Юго-Восточного Забайкалья. Иркутск, Иркутский государственный научно-исследовательский противочумный институт Сибири и Дальнего Востока, 46 с. [Zarubina V.N. 1976. Metodicheskie rekomendatsii po sboru i opredeleniiu vshei dikikh mlekopitaiushchikh Iugo-Vostochnogo Zabaikal'ia. Irkutsk, Irkutskii gosudarstvennyi nauchno-issledovatel'skii protivochumnyi institut Sibiri i Dal'nego Vostoka, 46 p. (in Russian)].
- Зарубина В.Н. 1986. Отряд Anoplura – Вши. В кн. В кн. Лер П.А. (ред.) Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Л., Наука, Т. 1, 370–380. [V.N. Zarubina. 1986. Otriad Anoplura – Vshi. In: Ler P.A. (ed.) Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka SSSR. Leningrad, Nauka, Vol. 1, 370–380. (in Russian)].
- Иголкин В.Н. 1978. Комплексы эктопаразитов мелких млекопитающих юго-восточной части Западной Сибири. Томск, Изд-во Томского университета, 240 с. [Igolkin V.N. 1978. Kompleksy ektoparazitov melkikh mlekopitaiushchikh iugo-vostochnoi chasti Zapadnoi Sibiri. Tomsk, Izdatel'stvo Tomskogo universiteta, 240 p. (in Russian)].
- Кучерук В.В. 1963. Новое в методике количественного учёта вредных грызунов и землероек. В кн.: Организация и методы учёта птиц и вредных грызунов. М., Изд-во АН СССР, 159–184. [Kucheruk V.V. 1963. Novoe v metodike kolichestvennogo ucheta vrednykh gryzunov i zemlerоек. In: Organizatsiia i metody ucheta ptits i vrednykh gryzunov. Moscow, Izdatel'stvo AN SSSR, 159–184. (in Russian)].
- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Ермаков О.А., Козлов Ю.А., Смирнов Д.Г., Стахеев В.В., Глазов Д.М. 2019. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. М., Товарищество научных изданий КМК, т. 56, 191 с. [Lisovsky A.A., Sheftel B.I., Saveljev A.P., Ermakov O.A., Kozlov Yu.A., Smirnov D.G., Stakheev V.V., Glazov D.M. 2019. Mammals of Russia: species list and applied issues. Archives of Zoological Museum of Moscow State University. Moscow, KMK Scientific Press, vol. 56, 191 pp. (in Russian)].
- Мордосов И.И., Прокопьев Н.П. 2013. Млекопитающие Лено-Алданского междуречья. Якутск, Издательский дом СВФУ, 268 с. [Mordosov I.I., Prokop'ev N.P. 2013. Mlekopitaiushchie Leno-Aldanskogo mezhdurech'ia. Iakutsk, Izdatel'skii dom SVFU, 268 p. (in Russian)].
- Наумов Н.П. 1955. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок. В кн. Выгодчиков Г.В., Петрищева П.А., Олсуфьев Н.Г. (ред.). Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М., Медгиз, Т. 9, 179–202. [Naumov

- N.P. 1955. Izuchenie podvizhnosti i chislennosti melkikh mlekopitaiushchikh s pomoshch'iu lovchikh kanavok. In: Vygodchikov G.V., Petrishcheva P.A., Olsufev N.G. (eds.). Voprosy kraevoi, obshchei i eksperimental'noi parazitologii i meditsinskoii zoologii. Moscow, Medgiz, Vol. 9, 179–202. (in Russian)].
- Никулина Н.А. 1978. К фауне вшей (Anoplura) мелких млекопитающих Чарской котловины. Паразитология 12 (3): 278–279. [Nikulina N.A. 1978. On the fauna of lice (Anoplura) from small mammals of the Charskaya hollow. Parazitologia 12 (3): 278–279. (in Russian)].
- Никулина Н.А. 1981. Сезонные изменения численности вшей (*Hoplopleura acanthopus* Burm. и *Polyplax hannswrangelii* Eich.) на лесных и серых полёвках. Фауна и экология членистоногих Сибири (материалы V совещания энтомологов Сибири, 18–20 декабря 1979 г.). Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, 251–254. [Nikulina N.A. 1981. Sezonnye izmeneniia chislennosti vshei (*Hoplopleura acanthopus* Burm. i *Polyplax hannswrangelii* Eich.) na lesnykh i serykh polevkakh. Fauna i ekologiya chlenistonogikh Sibiri (materialy V soveshchaniia entomologov Sibiri, 18-20 dekabria 1979 g.). Novosibirsk, Nauka, Sibirskoe otделение, 251–254. (in Russian)].
- Охотина М.В., Костенко В.А. 1974. Полиэтиленовая плёнка – перспективный материал для изготовления направляющих заборчиков. В кн.: Фауна и экология позвоночных юга Дальнего Востока СССР. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 193–196. [Okhotina M.V., Kostenko V.A. 1974. Polietilenoivaia plenka – perspektivnyi material dlia izgotovleniia napravliaiushchikh zaborchikov. In: Fauna i ekologiya pozvonochnykh iuga Dal'nego Vostoka SSSR. Vladivostok, DVNTs AN SSSR, 193–196. (in Russian)].
- Плеснивецова Г.Г. 1982. Эктопаразиты млекопитающих западного Предверхоаянья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 25 с. [Plesnivtseva G.G. 1982. Ektoparazity mlekopitaiushchikh zapadnogo Predverkhoian'ia: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Novosibirsk, 25 p. (in Russian)].
- Попов В.В. 1977. Некоторые сведения о фауне вшей (Siphunculata) мелких млекопитающих Тюменской области. Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический 82 (4): 41–45. [Popov V.V. 1977. Some data on the lice fauna (Siphunculata) of small mammals in the Tyumen oblast. Bulletin of Moscow Society of Naturalists, Biological series 82 (4): 41–45. (in Russian)].
- Попов В.М. 1953. Кровососущие клещи и насекомые Западной Сибири и их значение в эпидемиологии заболеваний с природной очаговостью. В кн.: Вопросы краевой патологии, фитонцидов и производства бакпрепаратов. Томск, Томский государственный медицинский институт им. В.М. Молотова, 45–61. [Popov V.M. 1953. Krovososushchie kleshchi i nasekomye Zapadnoi Sibiri i ikh znachenie v epidemiologii zaboolevaniy s prirodnoi ochagovost'iu. In: Voprosy kraevoi patologii, fitontsidov i proizvodstva bakpreparatov. Tomsk, Tomskii gosudarstvennyi meditsinskii institut im. V.M. Molotova, 45–61. (in Russian)].
- Соснина Е.Ф., Тихвинская М.В. 1969. Заражённость вшами водяной полёвки в Волжско-Камском крае. Паразитология 3 (4): 292–300. [Sosnina E.F., Tikhvinskaya M.V. 1969. Infestation of the water vole by sucking lice in the Volga-Kama territory. Parazitologia 3 (4): 292–300. (in Russian)].
- Стариков В.П., Зарубина В.Н., Вершинин Е.А. 1988. К фауне вшей (Anoplura) грызунов Южного Зауралья. В кн.: Вопросы динамики популяций млекопитающих: информационные материалы. Свердловск, УрО АН СССР, 58–59. [Starikov V.P., Zarubina V.N., Vershinin E.A. 1988. K faune vshei (Anoplura)

- gryzunov Iuzhnogo Zaural'ia. V kn.: Voprosy dinamiki populiatsii mlekopitaiushchikh: informatsionnye materialy. Sverdlovsk, UrO AN SSSR, 58–59. (in Russian)].
- Beaucournu J.-C. 1968. Les Anoploures de Lagomorphes, Rongeurs et Insectivores dans la Région Paléarctique Occidentale et en particulier en France. *Annales de parasitologie humaine et compare* 43 (2): 201–271. <https://doi.org/10.1051/parasite/1968432201>
- Beaucournu J.-C., Arzamasov I.T. 1967. Présence en Biélorussie de *Polyplax hannswrangeli* Eichler, 1952 (Insecta, Anoplura). Caractères différentiels de ce pou avec les espèces affines de *Polyplax* parasitant les campagnols des genres *Clethrionomys* et *Microtus* dans la région paléarctique. *Acta Parasitologica Polonica* 15 (33): 241–245.
- Černý V. 1959. Die Läuse (Anoplura) der Kleinsäuger des Riesengebirges. In: Die Kleinsäuger des Riesengebirges und deren Parasiten. *Sbornik národního musea v Praze*. Vol. XV, № 3–4, 161–165.
- Durden L.A., Musser G.G. 1994. The sucking lice (Insecta, Anoplura) of the world: a taxonomic checklist with records of mammalian hosts and geographical distributions. In: *Bulletin of the American Museum of Natural History*. New York, vol. 218, № 19, 90 pp.
- Eichler W. 1960. Die Läuse Schlesiens. *Acta Parasitologica Polonica* 8 (1): 1–22.
- Haitlinger R. 1976. Parasitological investigation of small mammals of Góry Sowie (Middle Sudetes). III. Anoplura (Insecta). *Polskie pismo entomologiczne* 46 (30): 207–239.
- Haitlinger R. 2007. Arthropods (Siphonaptera, Anoplura, Acari) of small mammals of Karkonosze Mts. (Sudetes). *Zeszyty naukowe Uniwersytetu przyrodniczego we Wrocławiu. Seria: Biologia i hodowla zwierząt* LV (559): 23–43.
- Krištofik J., Dudich A. 2000. Sucking lice of the *Polyplax* genus (Phthiraptera) on small mammals (Insectivora, Rodentia) in Slovakia. *Biologia* 55 (2): 133–142.
- Mahnert V. 1971. Parasitologische Untersuchungen an alpinen Kleinsäufern: Anoplura (Insecta). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 44 (3–4): 333–341.
- Smetana A. 1961. Zur Taxonomie der mitteleuropäischen Arten der Gattungen *Hoplopleura* End. und *Polyplax* End. (Anoplura). *Československá Parasitologie* 8: 365–384.
- Starikov V.P., Kravchenko V.N. 2021. Anoplura (Lice) of small mammals in the South Trans-Urals. All-Russian research-to-practice conference “Ecology and safety in the technosphere: current problems and solutions», 19-21 November 2020, Yurga, Russian Federation. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, vol. 688, 1–7. doi:10.1088/1755-1315/688/1/012020
- Starikov V.P., Vershinin E.A., Kravchenko V.N., Borodin A.V., Petukhov V.A., Bernikov K.A. 2021. Lice (Anoplura) of small mammals in the Middle Ob region. *Entomological Review* 101 (2): 191–198. DOI: 10.1134/S0013873821020056
- Wegner Z. 1966. Wszy. Anoplura. In: *Katalog fauny polski*. Warszawa, Państwowe wydawnictwo naukowe, Część XIX, zeszyt 2, № 6, 1–33.

**FEATURES OF DISTRIBUTION AND PARASITIZING
OF POLYPLAX HANNSWRANGELI EICHLER, 1952 (ANOPLURA)
IN WESTERN SIBERIA**

V. P. Starikov, V. N. Kravchenko, E. A. Vershinin,
K. A. Bernikov, V. A. Petukhov

Keywords: *Polyplax hannswrangeli*, Western Siberia, distribution, hosts, prevalence, abundance

SUMMARY

The article describes the geographical distribution and parasitizing of the louse *Polyplax hannswrangeli* in Western Siberia. Parasitizing of *P. hannswrangeli* has been noted on 8 small mammal species. The list of species most strongly associated with this louse was determined. For five species of small mammals (the common shrew, Siberian chipmunk, Eurasian water vole, East European vole, and root vole) inhabiting the forest zone of Western Siberia, the feeding of *P. hannswrangeli* was detected for the first time for this region. In Western Siberia, *P. hannswrangeli* is found only in the forest-tundra and forest zones. It was found that the average population density of *P. hannswrangeli* in the northern taiga of Western Siberia was 2 times higher than in the forest-tundra and middle taiga zones.